Zur Rassenfrage der Wanderheuschrecke *Locusta m. migratoria* L. in Europa

Von Kurt Harz

Dem Andenken S. A. Predtetschenskis gewidmet

Wanderheuschrecken beschäftigen nicht nur seit Jahrhunderten die Völker Europas, sondern seit rund 200 Jahren auch recht lebhaft die Entomologen. Die veränderliche Gestalt und Färbung bereiteten durch diese Zeit häufig Kopfzerbrechen und führten zu manchem Fehlschluß.

Als erster führte Linné eine Trennung durch und beschrieb 1758 (Syst. nat. ed. 10, I. p. 432) *Gryllus Locusta migratoria* und 1767 (Syst. nat. ed. 12, p. 702) *danica* als selbständige Arten. Doch selbst Meister Linné wurde durch ihre Vielgestaltigkeit einmal verwirrt und schrieb 1764 (Mus. Ludov. Ulric. p. 140) *migratoria* „tibiae rubra" (= rote Schienen) zu und auch der große Fabricius erkannte einmal ein aus Italien erhaltenes Stück nicht als die Linnésche *danica* und beschrieb sie nochmals (1793, Ent. Syst. II, p. 59) als *cinerascens*, unter welchem Namen sie lange Zeit neben *danica*, oder diesen Namen gar verdrängend, ging.

Wer sich schon mit Wanderheuschrecken beschäftigte, hat für solche kleine Mißgriffe volles Verständnis, denn diese Insekten haben, besonders in der solitären Form, eine ungeheure Variationsbreite. Daneben stellen sie uns noch manche Probleme; eins davon ist die Rassenfrage in Europa, die zuletzt Predtetschenski (1928, 1930) und Waloff (1941) am eingehendsten behandelten. Auf ihren Ergebnissen weiterbauend, habe ich unter Berücksichtigung der in Betracht kommenden Literatur und Vermessen aller mir erreichbaren Stücke aus Museen und Privatsammlungen das Problem zu lösen versucht. Das nachstehende Ergebnis möge eine Arbeitsunterlage für Versuche mit lebenden Tieren sein, die endgültige Klarheit geben und voraussichtlich meine Feststellungen bestätigen werden.

Für gütige Hilfe durch Mitteilung von Maßen, Überlassung von Material etc. danke ich allen Beteiligten, besonders herzlich aber Frau Prof. Lina Geist und den Herren Fil. Dr. K. Ander, Linköping, Prof. Dr. W. Bazyluk, Warschau, Prof. Dr. M. Beier,

Wien, Prof. Dr. R. Ebner, Wien, Prof. L. Mischtschenko, Leningrad, Dr. A. Nadig, Zuoz, und Dr. G. Remaudière, Paris.

Bis 1921 wurden der Gattung *Locusta* in Europa die erwähnten zwei angenommenen Arten (zuweilen mit dem Gattungsnamen *Pachytylus*) und zuweilen auch der heutige *Oedaleus decorus* Germ. zugezählt. Durch Uvarov's Phasentheorie wurden dann die beiden *Locusta* zu einer Art verschmolzen. Uvarov hatte erkannt, daß die „echte" Wanderheuschrecke (*L. migratoria* L.) und die nicht wandernde *L. danica* L. nur die extremen Ausbildungen, Phasen, einer Art (*L. m. migratoria* L.) darstellen, die durch gleitende Übergänge (phas. *transiens*) miteinander verbunden sind. Anfangs wurden für die beiden gegensätzlichen Phasen die historischen Bezeichnungen, also für die seßhafte Phase phas. *danica* und die Herden- oder Wanderphase phas. *migratoria* benutzt. Da sich die Phasenlehre aber auch auf andere Heuschrecken anwenden ließ, wurden zur Vereinfachung von Uvarov und Zolotarewski (1929) für die im allgemeinen seßhafte solitäre Phase der Name phas. *solitaria* (als erster schlug bereits 1928 Predtetschenski [p. 128] diese Bezeichnung vor) und für die Herdenphase phas. *gregaria* eingeführt, die heute allgemein für alle in Frage kommenden Heuschrecken benutzt werden.

Brunner (1882) erwähnte kurz eine kleine Lokalrasse aus der nordwestlichen Schweiz; eingehend und gediegen behandelte als erster Predtetschenski (1928) die Möglichkeit von verschiedenen Rassen in Europa und wies für das europäische Zentralrußland eine Rasse nach, die er *migratoria danica* nannte, weil er der Auffassung war, Linné habe seinerzeit aus Dänemark eine derartige nördliche, kleine, in der Größe mit dem Warzenbeißer (*Decticus verrucivorus* L.) vergleichbare Form vorgelegen, weil er ihr „Magnitudo verrucivori" zuschrieb, und die sonstige Beschreibung (bogenförmiger Mittelkiel des Pronotums, rote Hinterschienen) für die Solitärphase und die angenommene Rasse zutraf. Da damals an ein Abwandern von *m. migratoria* ph. *solitaria* aus dem westpontischen oder einem noch weiter östlich gelegenen Ausbruchsgebiet gar nicht zu denken war — war es doch die seßhafte Phase! —, erschien diese Benennung ganz berechtigt und Mischtschenko (1940 und briefl. 1959) stützte sie durch Vermessen von 40 ♂♂ und ♀♀ des Warzenbeißers aus verschiedenen Teilen Europas. Bei Körperlängen von 24.1—50.8 mm stimmten sie gut mit den Maßen von *migratoria rossica* (29—52 mm) überein. Doch Uvarov und Zolotarewski (1929) und Uvarov (1940) stimmten dieser Be-

nennung nicht, weil sie den Vergleich als ungenügend erachteten und das Exemplar, nach dem Linné die Beschreibung vornahm, unauffindbar, wohl längst verloren war, so daß eben nicht mehr festzustellen ist, ob ihm eine kleine nördliche Form oder ein Exemplar der Solitärphase (deren Vorhandensein sie auf Grund von einwandfreien Funden der Wanderphase annahmen) vorlag. An die Möglichkeit eines Einflugs der Solitärphase dachte damals noch niemand. Die beiden Forscher führten jedenfalls (1929) für die in Mittelrußland lebende Form den Namen *L. migratoria rossica* ein, der seither beibehalten wurde.

Die langjährigen Beobachtungen Predtetschenski's in verschiedenen Gouvernements Mittelrußlands ergaben, daß dort diese „Rasse" weitverbreitet ist, aber nur in einigen Gebieten ständige Brutplätze besitzt, in denen es unter günstigen Bedingungen zur Massenvermehrung kommen kann. Es sind dies 1. die Westregion im Desna-Becken, welche den größten Teil des Gouv. Tschernigow, den Südwest- und Westteil des Gouv. Briansk und die Westecke des Gouv. Kursk umfaßt, 2. die Nordostregion im Oka-Becken mit dem NO-Teil des Gouv. Rjasan, NW-Teil des Gouv. Pensa, N-Teil des Gouv. Tambow und der SW-Ecke des Nischni-Nowgorod-Gouv. und 3. kleine Gebiete im Tal des Woronesch im Nordteil des Gouv. Woronesch. Nach Auffassung Predtetschenski's (l. c.) haben sich die Wanderheuschrecken während der postglazialen Wärmeperiode nach Norden ausgebreitet und lebten damals dort unter ähnlich günstigen Verhältnissen wie heute noch L. *m. migratoria* in den „klassischen„ Brutgebieten des Südens, nämlich (die vorzügliche Einteilung von Kollegin Waloff) 1. der kaspischen Gruppe in den Schilfgebieten des Terek und Sulak in Daghestan, entlang der NW- und W-Küste des Kaspi-Sees einschließlich des Wolgadeltas und des Uraldeltas, des Kuma-Tals und der Manytsch-Niederung sowie der zerstreuten Seen der Kalmückenrepublik, 2. der Ostpontischen Gruppe entlang der südöstlichen Küste des Asowschen Meeres und des Unterlaufs des Kuban, und schließlich der — jetzt ziemlich erloschenen — Westpontischen Gruppe, welche, im gleichen Steppengürtel wie die Ostpontische Gruppe liegend, das Gebiet des Unterlaufs und das riesige Delta der Donau, den Unterlauf von Sereth und Pruth im südlichen Bessarabien sowie die Schilfgürtel der Unterläufe von Dnjester, Bug, Dnjepr und des Dons umfaßte. Aus diesem letztgenannten Gebiet erfolgten in der Regel die Invasionen nach den westlich davon gelegenen Teilen Europas bis nach England hinein. Seit etwa

1884 aber ist es als Brutstätte bedeutungslos geworden. Im Norden erloschen während der der Wärmezeit folgenden feuchten Periode die Brutstätten und erst die Rodung weiter Waldgebiete schaffte dort oben wieder Verhältnisse, unter denen der Wanderheuschrecke ein ständiges Vorkommen ermöglicht wurde. An Hand der Kolonisationsgeschichte läßt sich sogar feststellen, daß sich im Westen des Gebiets früher Brutplätze bildeten als im Nordosten Mittelrußlands, wo sich die Landwirtschaft erst vom 17. Jahrhundert an ausbreitete. Während nun die typische Wanderheuschrecke ihre Brutgebiete — der liebsten Nahrung, dem Schilfrohr (*Phragmites communis:* bereits Brunner [1882] sagt, daß normaler Aufenthalt Sumpfland sei, weil sie kieselerdehaltige Pflanzen vorzieht) entsprechend in feuchten Biotopen neben Halbwüsten hat, also hygrophil ist (im Schilfgürtel ist die Luftfeuchtigkeit viel höher als in der benachbarten Halbwüste, von der jedoch hohe Wärme ausstrahlt!) und hier bei sonst ariden Klimaverhältnissen ihr Optimum und in den langsam vertrocknenden Wasseransammlungen, sobald diese von mesophilen Gräsern mit schwacher Phragmitesbeimischung besiedelt werden, ideale Stellen zur Eiablage findet (Larven zeigen auch dadurch eine Anpassung an die hygrophile Lebensweise, daß sie im 5. Stand bis 28 Stunden im Wasser schwimmen können, ohne umzukommen), lebt die mittelrussische Form in höher liegenden Gebieten und ist dort in ihrem Hauptbrutgebiet in der Rjasan-Tambow-Niederung an der südlichen Grenze der Podsol-Waldzone — abgesehen von anderen Faktoren — an Sandboden mit schütterer Vegetation gebunden, und zwar deshalb, weil diese Sandböden optimale mikroklimatische Verhältnisse gewähren, d. h. die trockensten und wärmsten Biotope sind. Diese Form ist also hier ausgesprochen xero- und thermophil geworden! Sie lebt dort mit typischen xerophilen Arten, wie *Myrmeleotettix maculatus* und *Oedipoda caerulescens*, zusammen. Der Biotopwechsel erklärt sich aus der einfachen Tatsache, daß bei günstigen Umweltbedingungen anscheinend hygrophile Arten xerophil werden, wenn sie in ungünstigere klimatische Bereiche gelangen, weil sie in diesen eben nur noch in xerothermen Biotopen gedeihen können oder zumindest ihr Optimum finden. Wir kennen bei anderen Orthopteren regelrechte „Klimawanderungen" im Wechsel von Witterung und Jahreszeit und auch Biotopwechsel mit wechselnder Landschaft ist eine bekannte Erscheinung. So lebt *m. rossica* in erster Linie auf „Ödland" und in kultiviertem Gebiet auf vernachlässigten Feldern und Brachland, auf denen in der Regel die Ent-

wicklung abläuft. Ein schütterer Grasstand (10—30 % Deckungswert) von 25—50 cm Höhe wird bevorzugt. Wenn in günstigen Jahren die Populationen anwachsen, werden auch die Randgebiete besiedelt und ungünstige Biotope. Zur Zeit der Beobachtungen Predtetschenski's verloren dabei zuweilen Hunderte Dörfer Mittelrußlands große Teile ihrer Ernte, was doppelt schmerzhaft war, weil in diesen dürren Jahren der Ertrag sowieso schon gering war. Speziell Wintersaaten wurden jeweils betroffen, weil diese den schlüpfenden Larven ausreichende Nahrung um diese Zeit boten. Bei der Roggenernte wurde auch häufig Übergang auf die herangewachsenen Frühjahrssaaten festgestellt, was häufig mit dem Beginn des Imaginallebens zusammenfiel. Die Massenvermehrung führte schließlich auch zu Schwärmen, die jedoch nicht sehr dicht waren und im allgemeinen eine Flughöhe von 4—6 m nicht überschritten und wohl auch kaum über die Zone des ständigen Wohngebiets hinausführten. Die Abhängigkeit der *m. rossica* von der Witterung spiegelt sich in der unterschiedlichen Dauer der postembryonalen Entwicklung der einzelnen Jahre wider. Predtetschenski (1928) gibt folgende Daten:

Larven 1921: 20. Mai—11. Juli	Imagines: 18. Juni—30. Sept.
Larven 1922: 11. Juni—8. August	Imagines: 10. Juli—3. Okt.
Larven 1923: 23. Mai—5. August	Imagines: 3. Juli—19. Okt.

1928 erschienenen Larven gar erst am 27. Juni! In Südrußland, wo ausgeglichenere klimatische Verhältnisse herrschen und ebenso in der Westpontischen Gruppe erscheinen dagegen die Larven ziemlich regelmäßig im Mai und Imagines im Juli, wobei die Erscheinungsdaten viel näher beisammenliegen (Vereschagin 1931, 1932, zit. bei Waloff 1941). Die sexuelle Reife setzt in Mittelrußland bei ♂♂ vom 7. bis 17. Tag (Berlin + ab 10. Tag, Gerstaecker) nach der Imaginalhäutung ein, die Eireife bei ♀♀ wird nach 30—35 Tagen erreicht. Wie im Wolgadelta unternehmen auch in Mittelrußland die Schrecken nach der Imaginalhäutung kleinere Flüge, doch ist diese Flugperiode hier wesentlich kürzer als im Süden, wo auch die sexuelle Reife relativ später eintritt.

L. migratoria rossica weicht in der solitären Phase von den Tieren der Schwarzerdesteppe und Halbwüstenzone nur durch kleinere, absolute Größe ab, in der *gregaria*-Phase außer durch kleinere, absolute Abmessungen auch durch die relative Länge der Körperteile und ihr Pronotummittelkiel ist fast immer lineal. Die

Larven der Wanderphase unscheiden sich von jenen des Südens im Verhalten, Pronotumform und Farbe.

Predtetschenski (l. c.) kam auf Grund eigener Vergleichsstücke aus der Schweiz und Brunner's (1882) Angaben zu dem Schluß, daß die *L. migratoria* im Rheingebiet bzw. überhaupt im westlichen Mitteleuropa und Nordeuropa mit der zentralrussischen Rasse übereinstimmen oder ihr doch sehr nahestehen. Dies war der Grund, daß er für sie den Namen *danica* gebrauchte. Von den Funden großer *L. m. migratoria* im nördlichen Europa war ihm nichts bekannt.

Die Populationen des Schwarzerde-Steppengebiets Mittelrußlands (mit Ausnahme des Woronesch-Beckens) kommen wegen ungünstiger ökologischer Umstände anscheinend nie zur Massenvermehrung, erhalten aber immer wieder Zuzug aus dem Süden, wenn es dort zur Herdenbildung kommt und stimmen auch mit der südlichen Erscheinungsform überein. Die Podsol-Waldzone hingegen ist durch Steppengebiete von den Brutplätzen des Südens weitgehend isoliert. Doch kann es, wie das Beispiel von 1861 zeigt, als bei dem Ausbruch in der Ukraine und Bessarabien Schwärme die Distrikte Orel und Mogilew erreichten, auch hier zu einer Überwanderung kommen. Bemerkenswert für meine weiter unten angeführten Feststellungen ist, daß (Predtetschenski l. c. p. 180 181) im Grenzgebiet der Podsol-Waldzone des Woronesch, isoliert in der Mitte des Schwarzerde-Raumes, eine Population der nördlichen Form vorkommt und im Süden des Podsol-Gebiets (etwa Tambow), wo die ökologischen Bedingungen günstiger werden, erscheinen Exemplare derselben, deren Ausmaße die mittleren Maße der typischen Form des Südens erreichen.

Locusta migratoria ist bekanntlich in mehreren Rassen weltweit verbreitet. Uns interessiert hier in erster Linie die klassische *L. m. migratoria*, die in der südeuropäischen Sowjetunion, im Kaukasus, Kasachstan (Kosakenrepublik), Mittelasien, im Ussurigebiet, Südosteuropa, Vorderasien, Westchina, der Mongolei, Mandschurei und wahrscheinlich auch auf Korea vorkommt. Ausgedehnte Dauerbrutplätze liegen in den riesigen Phragmitesbeständen der Mittel- und Unterläufe des Syrdarja und Amudarja und verschiedenen Seen Nordchinas.

Als europäische Rassen wurden bisher betrachtet: *L. migratoria rossica* Uv. et Zol., *L. migratoria gallica* Rem. und — z. T. mit Vorbehalt — *L. migratoria cinerascens* Fabr. Inwieweit diesen die Vorkommen auf der iberischen Halbinsel, einzelner Teile Italiens,

der Mittelmeerinseln, Griechenlands, Dalmatiens, Rumäniens, Polens, der Schweiz und Deutschlands einzugliedern oder als „neue" Rassen zu betrachten wären, war bisher unklar oder doch unentschieden. Für Nordafrika führt Chopard (1943) nur die Solitärphase unter der Bezeichnung *danica* an. Nach Uvarov (1928) geht die Wanderheuschrecke in der seßhaften Phase bis 60° n. Br., was etwa dem Auftreten bei Leningrad (Mischtschenko 1958 briefl.) entspricht. In der europäischen UdSSR verläuft die nördliche Grenze ständiger Populationen jedoch etwa auf der Linie Mogilew-Kasan; westwärts davon sinkt diese Grenze nach Süden ab, was wohl auf klimatische Faktoren zurückzuführen ist. In Mitteleuropa kamen wenigstens während einiger Jahre dauernd Populationen bis etwa zum 53° n. Br. (Norddeutschland) vor.

Diese Feststellungen führen zu den ökologischen Faktoren, von denen ein ständiges Vorkommen und vor allem Massenvermehrung abhängt. Nach Rubzow's (1938) Beobachtungen können Ausbrüche nur in Gebieten erfolgen, deren monatliche Durchschnittstemparaturen im Mai und September ± + 10—11° C und von Juni mit August + 15—20° C betragen, und die 2004 bis 2345 Sonnenscheinstunden und nicht mehr als 250—260 mm Niederschlag jährlich haben. Bei Niederschlägen von 300 bis 360 mm kann es nur noch zu sporadischen Ausbrüchen kommen und wo 450 bis 500 mm die Regel sind, kann es nach ihm nie zu einer Massenvermehrung kommen, die gefährlich werden könnte. Predtetschenski (l.c.) weist auch darauf hin, daß in der Podsol-Waldzone eine Massenvermehrung nur möglich wird, wenn Regenmenge und relative Luftfeuchtigkeit von April bis September unter dem Durchschnitt liegen, da dann Embryonal- und Postembryonalentwicklung beschleunigt werden, was wieder ein früheres Auftreten von Imagines und reichliche Vermehrung derselben gewährleistet. Gleichfalls wesentlich aber sind auch unter dem Durchschnitt liegende kühlere Herbsttemperaturen (Okt., Nov.), welche die Eigelege vor übermäßigem Verpilzen schützen. Wegen der milden Herbst- und Winterwitterung erscheint aus diesem Grund u. a. eine Vermehrung eingeflogener *Locusta migratoria* in England überhaupt unmöglich (Uvarov 1951). Für die nördlichste Grenze von Massenvermehrung nennt Predtetschenski (l. c.) die Isotherme von + 13,6 bis 13,8° C (nicht auf Seehöhe umgerechnet) für April bis September; die Niederschläge müssen unter 300—320 mm bleiben, doch ist das nicht so wesentlich, als die relative Luftfeuchtigkeit, deren kritischer Grenzwert von Mai bis September bei 73 % liegt.

Außer diesen meteorologischen Faktoren spielen natürlich die landschaftliche Gliederung (Höhe, Lage), Vegetation etc. mit. Da in den östlichen Gebieten mit kontinentalem Klima der Boden im Winter in der Regel mit Schnee bedeckt ist, schadet Kälte im allgemeinen nicht den Gelegen, die bei —11° C in feuchten Böden zu 100 %, in trockenen bis zu 76 % und bei —17° C auch hier restlos abgetötet werden. In der Landes-Region hingegen schlüpfte noch etwa die Hälfte der Eier, die durch 24 Stunden einer Temperatur von —20° C ausgesetzt waren (Remandière 1947).

Uvarov und Zolotarewski (1929) betonen, daß die Phasenverwandlung in erster Linie eine biologische Angelegenheit sei, wogegen die meisten Bearbeiter nur morphologische Merkmale suchen, um Einzelstücke einer bestimmten Phase zuzuweisen. Daß die beiden Autoren recht haben, beweist der Umstand, daß es auch heute noch nicht möglich ist — und es wird auch ohne Kenntnis der näheren biologischen Umstände eines längeren Zeitabschnittes in Zukunft nie möglich sein — ein Übergangsstück (*ph. transiens*) dem einen oder anderen Phasenextrem als ph. *congregans* (bei Richtung auf ph. *gregaria*) oder ph. *dissocians* (bei Entwicklung gegen ph. *solitaria*) zuzuschreiben, weil eben hier wie dort die gleichen Übergänge in großer Mannigfaltigkeit auftreten. Ebenso bemerken sie, daß es zwischen den einzelnen geographischen Formen keine absoluten, sondern nur relative Unterschiede gebe, weil in den dazwischen liegenden Arealen Übergangsformen vorkommen.

Es war notwendig, auf die Feststellungen Predtetschenski's und der anderen Autoren so ausführlich einzugehen, weil sich dadurch erst für die folgenden Ausführungen Vergleichsmöglichkeiten ergeben.

Nun kurz zu den bisher beschriebenen „Rassen". Nach Predtetschenski hat Waloff (1941) das Rassenproblem aufgegriffen und in einer vorzüglichen Darstellung behandelt. Sie gibt zahlreiche Maße von verschiedenen Fundorten und kommt zu dem Schluß, daß in der westmediterranen Region, wohin keine Einflüge aus der Westpontischen Ausbruchszone gelangten, eine eigene „Rasse" entstand (wobei sie ausdrücklich „Rasse" nicht im systematischen Sinn aufgefaßt haben will), die im Jahr eine Generation bildet, als Imago im Juli erscheint, als solche überwintern kann und schließlich normalerweise in der Solitärform auftritt. Die mitteleuropäischen Populationen hält sie wegen ihrer Maße und den ähnlichen Lebensgewohnheiten *migratoria rossica* nahestehend oder dieser gleich, zu welchem Schluß ja auch schon

Predtetschenski kam. Die kleinen Stücke der Hildener Heide und Westhollands lassen nach ihr daran denken, daß der Differenzierungsprozeß hier noch weiter als in Mittelrußland und den Alpen fortgeschritten sei.

1951 setzte Ramme *L. danica* L. wieder als Art ein, weil er diese und *L. migratoria* L. für „Doppelarten" hielt und u. a. bei einer Massenvermehrung in der Mark (1875) nach dem noch vorliegenden Material keine Veränderung zu ph. *gregaria* vorkam, sondern nur einwandfreie *L. danica* auftraten. Es liegt mir fern, Ramme oder einen anderen Autor leichtfertig zu kritisieren, dessen Arbeit das Ergebnis redlichen Mühens darstellt. Bei dem ungemein verdienstvollen Wirken Ramme's als Orthopterologe kann man bei Irrtümern nur an die feine Kritik Rathlef's (1750, p. 213/214) von Plinius denken, die er wieder aufhob, indem er sagte: „Und wenn Plinius länger gelebt hätte, so würde er vielleicht seine Naturaliensammlung mehr durchgesehen und viele Stellen geändert haben". Wäre Ramme ein längeres Leben beschieden gewesen, hätte er allerdings nicht viel zu ändern gehabt, ja sogar für das Rassenproblem wohl früher oder später die gleiche Lösung gefunden wie ich. Wenn ich hier seine Auffassung widerlege und mit ihr jene Weidner's (1953), der Ramme's Ansicht vertritt und deshalb (1958, p. 92) meine Darstellung des Wanderheuschreckenproblems (1957) als „nicht recht geglückt" bezeichnete, so ist dies nur eine ganz natürliche Erscheinung der in ständigem Fortschreiten befindlichen Wissenschaft. Ramme stützt sich bei seiner Annahme auch auf Plotnikow's (1927) „Danicoiden", die nach ihm die tatsächliche Solitärphase von *m. migratoria* darstellen. Diese „*danicoiden*", die Plotnikow (l. c.) für das Ergebnis einer Kreuzung von *danica* und *migratoria* hielt, sind aber weiters nichts, als die ph. *transiens* der Wanderheuschrecke. Gleichzeitig führt er aber an, daß zwischen diesen „Danicoiden" (also seiner ph. *solitaria* von *m. migratoria)* und seiner „*danica*" kein klares Unterscheidungsmerkmal erkennbar sei; treffend sagt er, „die Variabilität sowohl der absoluten als auch der relativen Maße ist selbst in ein und derselben Population ganz außerordentlich", und „leider versagt auch die Form der männlichen Kopulationsorgane für eine Unterscheidung der Arten". Er führt schließlich die Gesamtgröße in Verbindung mit gewissen Färbungsmerkmalen als beste Möglichkeit zur Unterscheidung an, erwähnt außerdem robustere Hinterschienen und Tarsen sowie durchschnittlich längere Elytren bei *m. migratoria*. Bei riesigen

m. migratoria ph. *solitaria* habe ich allerdings auch keine roten Hinterschienen gefunden, was aber nichts besagt, da ich nur wenige solcher extrem großer Stücke untersuchte; außerdem ist gerade bei unseren Wanderheuschrecken die Färbung so unterschiedlich (s. w. unten die Angaben Gerstaecker's für autochthone Stücke!), daß einem einzigen Farbmerkmal wenig Bedeutung zugemessen werden kann. Beim Vergleich von gleichgroßen Stücken mitteleuropäischer und „echter" *m. migratoria* ph. *solitaria* konnten robustere Hinterschienen und Tarsen nicht festgestellt werden. Auch der angegebene Unterschied in der Elytrenlänge trifft nicht zu, wenn man die Solitärphase von *m. migratoria* und der „*danica*" Ramme's vergleicht. Bei Ramme (1951, Taf. 23, Fig. 5) ist ein Exemplar *m. migratoria* ph. *gregaria* neben zwei Stücken der Solitärphase gestellt: in diesem Fall sind natürlich die Flugorgane dieses einen Tieres wesentlich länger, aber da es sich hier um verschiedene Phasen handelt, ist ein Vergleich unangebracht. Nordeuropäische bzw. die autochthonen Stücke der Mark Brandenburg stimmen nach Ramme mit der Linné'schen *danica* überein, weshalb er sie eben wieder als gute Art einsetzte. Er kommt so zu genau dem gleichen Schluß wie Predtetschenski (1928) und Mischtschenko (1940) mit *m. rossica* und den mitteleuropäischen Formen, nur daß er statt Rassen Arten meint. Was Linné für ein Stück vorgelegen hat, wird wohl nie eindeutig zu klären sein. In den letzten 100 Jahren kamen nach Dänemark (aus dem Linné ja die Art beschrieb) gewiß wie in die übrigen nördlichen Staaten nur *m. migratoria*, und zwar in der Mehrzahl in der ph. *gregaria*. Zu Linné's Zeiten, besonders wenige Jahre vor seiner Beschreibung, fand aber die große Invasion aus dem Südosten statt; die Wanderheuschrecken gelangten damals (1748) u. a. nach Litauen, SO-Schweden und Nordwestdeutschland. Warum sollten sie oder ihre Nachkommen — wenn schon eine Vermehrung in Dänemark unmöglich war — nicht auch dorthin gelangt sein? Da es bei Nachkommen nicht mehr zur ph. *gregaria* reichte, lag eben dann eine „*danica*" zur Beschreibung vor, ein Tier, das unter den weniger günstigen Umweltbedingungen an seiner nördlichen Verbreitungsgrenze aufwuchs (s. w. u.). Gegen Ramme's Annahme einer „guten" Art sprechen auch die anderen „Rassen" Europas, denn warum sollte sich neben diesen (die ja bei Massenvermehrung deutlichen Phasenwandel zeigen, also nicht mit Ramme's phasenloser *danica* identisch sein können) unter den allgemein günstigeren Bedingungen des sommertrockenen Mediterranklimas.

ja schon in der Schweiz, nicht „*danica*" gehalten haben, wogegen sie in Deutschland durch Jahrhunderte immer wieder gefunden wurde, wenn das Klima günstig war?

La Greca (1959) streift in seiner schönen Studie auch kurz die Rassenfrage und zitiert Capra (1946), nach dem einer in Italien und dem thyrrhenischen Gebiet lebenden Rasse die Bezeichnung *L. migratoria cinerascens* Fabr. zuzulegen wäre. Falls es sich dabei um eine wirkliche Rasse handelt, wäre dieser Name durchaus angebracht, weil ja Fabricius ein Stück aus Italien beschrieb, das er wegen dessen auffallender Größe und Färbung für eine eigene, von der mitteleuropäischen „*danica*" abweichende Art hielt. Auf der italienischen Halbinsel kam es 1936 in vielen Teilen zu Ansammlungen von ph. *solitaria* bis *gregaria,* besonders bei Neapel (Janone 1936, nicht eingesehen), die hierher gehörten.

Die von Remaudière (1947) für den SW Frankreichs aufgestellte *L. migratoria gallica* kann ich hier — nach dem Briefwechsel 1960 mit diesem meinem lieben Kollegen — übergehen, komme jedoch weiter unten noch auf sie zu sprechen.

Betrachten wir nun einmal die Maße, die häufig als Erkennungszeichen einer Rasse gewertet werden (Tabellen). Auf den ersten Blick ist zu erkennen, daß — sowohl bei ph. *gregaria* als auch *solitaria* in beiden Geschlechtern — jeweils zwei Gruppen auftreten, eine mit kleineren, eine mit größeren Abmessungen. Bei der ersteren erreicht der Mittelwert der Elytrenlänge bei ♀♀ etwa gerade die kürzesten Elytrenlängen der letzteren, bei ♂♂ liegt er noch davor. Bei den Hinterschenkellängen liegen die Verhältnisse günstiger, wenigstens bei ♀♀. Betrachten wir nun die Herkunftsländer, so fällt auf, daß die Tiere mit kleineren Abmessungen im allgemeinen aus Mittelrußland, den östlichen Ländern Mitteleuropas, aus Mittel- und Westeuropa, ja auch aus Südeuropa stammen, wogegen die großen Tiere — mit der prächtigen Ausnahme der Stücke aus Palavas — aus Südrußland stammen. Die großen Exemplare aus England, dem Baltikum etc. stehen nicht im Widerspruch zu dieser Feststellung, denn ihre Heimat sind — wie Waloff (l. c.) schön an den in England gefangenen Stücken zeigen konnte — die westpontische Region oder noch weiter östlich gelegene Ausbruchsgebiete. Doch sind auch viele Überschneidungen zu erkennen, die Höchstwerte der kleineren Stücke reichen weit in die Werte der großen hinein. Auch innerhalb von isolierten Populationen ergeben sich große Abweichungen. Die hier nicht wiedergegebenen Indices, also der Verhältnismaße von P/C (Prono-

Locusta m. migratoria L. ph. gregaria Uv. et Zol. Tabelle I

Elytrenlänge in mm —●— = Mittelwert

Fundorte bzw. Autoren	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63
♀♀																																		
Bej-Bienko et Mischtschenko 1951																					—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—	—	—		
Wolga-Delta (P) u. benachbarte Gebiete																					4		4		17	1	14	3	7						
Transkaukasus (P)																					2		4		7		14		16		6				
Nordkaukasus (G 1928)																											●								
Stavropol (U 1912)																					—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—				
Rumänien (W)																													2		1				
Rumänien /ph. transiens/ (W)																								1				1	1			1			1
Lettland (Pri)																							1		1	1	1		2						
Berlin (Ra), Hamburg																												1		2		1			
England (W)																									2	1	3	6							
England /ph. transiens/ (W)																						1		1	2		4	4			1			1	1
Kroatien (R)																										1	2	2							
Podsol-Zone (P)													3		7		16		41		27		5		2										
Gironde-Landes-Region (R)										—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—												
England ex Frankreich (U 1947)																1		4	2	1															
Schaffhausen u. Biel / Schweiz																1			1		1	1	1												
♂♂																																		
Bej-Bienko et Mischtschenko 1951															—	—	—	—	—	—	—	●	—	—	—	—	—	—							
Wolga-Delta (P) u. benachbarte Gebiete																	3		7		12		20	2	3	3	5	1							
Transkaukasus (P)																			3		5		19		10		13								
Nordkaukasus (G 1928)																			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—							
Stavropol (U 1912)																						—	—	—	—	—	—	—							
Rumänien (W)															1		1										1			1					
Rumänien /ph. transiens/ (W)																		1				2			1										
Lettland (Pri)																					1	1		1	1										
Polen (Siedlec)																				1															
Berlin (Ra)																														1					
England (W)																						1		1		1									
England /ph. transiens/ (W)																					2	3	1												
Kroatien (R)															1																				
Podsol-Zone (P)							14		33		40		8		2																				
Deutschland									1																										
Schaffhausen u. Biel / Schweiz										2	1				1						1														
Gironde-Landes-Region (R)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																	

(G = Gause, P = Predtetschenski 1928, Pri = Princis 1942, Ra = Ramme 1951, R = Remaudière 1947, 1948, U = Uvarov, W = Waloff 1941)

Locusta m. migratoria L. phas. gregaria

Tabelle II

Fundorte bzw. Autoren	Hinterschenkellänge in mm															
♀♀	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
Bej-Bienko et Mischenko 1951				—	—	—	—	•	—	—	—	—	—	—	—	—
Wolga-Delta (P) u. benachbarte Gebiete				1	2	4	6	11	14	13	1					
Transkaukasus (P)				1	6	1	6	6	13	15	5	1	1			
Nordkaukasus (G 1928)					—	—	—	—	—	—	—	—				
Stavropol (U 1912)						—	—	—	—	—						
Rumänien (W)									1	1	1					
Rumänien /ph. transiens/ (W)									1	1		1		1	1	
Lettland (Pri)								1	2	2		1				
Berlin (Ra), Hamburg										3	1					
England (W)								6	6	3						
England /ph. transiens/ (W)									3	4	4	3	1		1	
Kroatien (R)							1		2	1	1					
Podsol-Zone (P)				1	6	17	37	20	16							
Gironde-Landes-Region (R) ca.					—	—	—	—								
England ex Frankreich (U 1947)							1	6		1						
Schaffhausen u. Biel / Schweiz							2		2		1					
♂♂																
Bej-Bienko et Mischtschenko 1951						—	—	—	—	—	—					
Wolga-Delta (P) u. benachbarte Gebiete				2	2	6	19	16	13	3	1					
Transkaukasus (P)						3	10	13	20	4						
Nordkaukasus (G 1928)							—	—	—	—	—					
Stavropol (U 1912)							—	—	—	—						
Rumänien (W)		1	1						1	1						
Rumänien /ph. transiens/ (W)							3									
Lettland (Pri)							1	2		1						
Polen (Siedlec)						1										
Berlin (Ra)										1						
England (W)						1	1		1							
England /ph. transiens/ (W)							1	1	5							
Kroatien (R)						1										
Podsol-Zone (P)	2	12	34	30	19	3										
Deutschland				1												
Schaffhausen, Biel / Schweiz		1		2			1		1							
Gironde-Landes-Region (R)	—	—	—	—	—	—										

G = Gause, P = Predtetschenski, 1928, Pri = Princis 1942, Ra = Ramme 1951,
R = Remaudière 1947, 1948, U = Uvarov, W = Waloff 1941

Locusta m. migratoria L. ph. solitaria Uv. et Zol — Tabelle III

♀♀ Elytrenlänge in mm

Fundorte bzw. Autoren	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64
Bej-Bienko et Mischtschenko 1951																																		
Wolga-Delta (P) u. benachbarte Gebiete																						1	1		3		7	1	5					
Transkaukasus (P)																			2		4		7		14		16		6					
Kaukasus (Ra)																	1																	
Rumänien (P)																									1									
Baltikum (Pri)																								2										
Elbing, Hamburg																						1				1								
England (W)																						1				1		1						
Kärnten, Venedig (R), Sizilien (Ra)																						1							2					
Palavas, Cap d'Agde (R), Montpellier, M. de Lure																			1		1			1				1	1					
Schwarzerde-Steppe (P)																			1				4		5		3							
Samar/Wolga (P)																																		
Südliche Podsol-Waldzone (P), Übergangsform																									1									
Bej-Bienko et Mischtschenko m. rossica																																		
Podsol-Zone (P) u. eigene Messungen							2		2		7		24		65		121		73		2		2											
Pamir																1			1															
Polen										1			4	2	8	3	7	4	4	3														
Teltow (Ra), desgl. n. Gerstäcker rekonstruiert														1																				
Kahl/Main, Münsterland, Hildener Heide (W)									1		1	5	3	2	2		1																	
Holland (W)									1																									
Nord-Schweiz, + = P														1+	+	2	1	1	1		1													
Süd-Schweiz												2	2		2			2		1														
Italien (Apulien, La Greca)																								(Mte Folgorito 900 m)										
Italien (W u. eig. Messungen)																1		3		1	2		1											
Korsika																	1		1															
Gironde-Landes-Region (R)																																		
Isère (W)																1																		
Südfrankreich (W)																1		1	1	1	1	1												
Teneriffa													1																					
Nordafrika (Uvarov et Ham. zit. b. W.)																			•															
Biscra u. Saida (desgl.)																			•	•														

P = Predtetschenski 1928, Pri = Princis 1942, Ra = Ramme 1951, R = Remaudière 1947/48

W = Waloff 1941, —●— = Mittelwert

Locusta m. migratoria L., ph. solitaria Uv. et Zol.

♀♀ Hinterschenkellänge in mm Tabelle IV

Fundorte bzw Autoren	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
Bej-Bienko et Mischlschenko 1951		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—●—	—	—	—						
Wolga-Delta (P) u benachbarte Gebiete									2	7	4	5	2							
Transkaukasus (P)				1	6	6	13	15	5	1	1									
Kaukasus (Ra)								1												
Rumänien (W)								1												
Baltikum (Pri)										1										
Elbing, Hamburg								1		1										
England (W)													3							
Karnten, Venedig (R), Sizilien (Ra)										1	1				1					
Palavas, Cap d'Agde (R), Montpelier, M de Lure								1 —	—	1 —	—	1 —	—	—	—	—●—	2 —	—	—	—
Schwarzerde-Steppe (P)							1	1		4	5	4	1							
Samar/Wolga (P)						—	—	—	—	—	—									
Südliche Podsol-Waldzone, (P), Übergangsf.									1											
Bej-Bienko et Mischlschenko 1951		—	—	—	—	—●—	—	—	—											
Podsol-Zone (P) u eigene Messungen	2		7	26	58	110	75	26												
Pamir					1			1												
Polen				3	4	7	7	13	1	1										
Teltow (Ra), desgl. Gerstacker, rekonstruiert			1				•													
Kahl/Main, Munsterland, Hildener Heide (W)			1	5	5	1	1	1	1											
Holland (W)					1															
Nord-Schweiz, + = P			2		3+	+	2													
Süd-Schweiz				1	2	2	2	1		1										
Italien (Apulien, La Greca 1959)						—	—	—	—	—										
Italien (W u eig Messungen)								2	3	2	1									
Korsika								2												
Gironde-Landes-Region (R)			—	—	—	—	—	—●—	—	—	—	—	—							
Isère (W)				1																
Südfrankreich (W)							1	2	2				1							
Teneriffa						1														
Nordafrika (Uvarov et Ham zit. bei W)										○										
Biscra u Saida (desgl.)						○					○									

P = Predtetschenski 1928, Pri = Princis 1942, Ra = Ramme 1951, R = Remaudière 1947, 1948, W = Waloff 1941 —●— = Mittelwert

Locusta m. migratoria L. ph. solitaria Uv et Zol. Tabelle V

♂♂ Elytrenlange in mm

Fundorte bzw. Autoren	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56
Bej-Bienko et Mischtschenko 1951																										
Wolga-Delta (P) u. benachbarte Gebiete													2	1	1			8	2							
Kaukasus (Ra)									1																	
Transkaukasus (P)																	3		5		19		10		13	
Baltikum (Princis 1942)																		1								
Hamburg																						1				
Palavas (R), Cap d'Agde (R)									1						1											
Sizilien (Ra)														1												
Donau-Delta										1						1										
Schwarzerde-Steppen-Zone (P)													1		5											
Tambow u. a. O. im Suden Mittelrußlands (P)															1				1							
Samar/Wolga (P)																										
Bej-Bienko et Mischtschenko 1951 m. rossica																										
Podsol-Zone (P u. eigene Messungen)			3		55	1	93	1	110		33		10													
Pamir						1		1																		
Polen					4	+	3	4	4	4	2	1				1	2	2 ← vom gleichen Fundort wie die kleinen								
Teltow (Ra u. Gerstacker/rekonstruiert = +)					1+	+	+	+	+	+																
Kahl/Main, Karlsruhe, Hilderer Heide	1	3	3	2			2		1																	
Hochst/Vorarlberg						1																				
Holland (W)	1																									
Nordschweiz + = P					+	+	4+	1+	2+				1													
Sudschweiz	1	2		1	2			1																		
Italien (W)				1			1	1		+																
Italien/Apulien (La Greca)																										
Italien (eigene Messungen)								1	1	2	1															
Sudfrankreich (W)					2	1	1	1																		
Gironde-Landes-Region (R)																										
Isere (W)							1																			
Korsika (W u. Teichmann)						1				1																
Algerien (Uvarov et Ham zit. bei W.)										●																
Biscra (W)											●															

P = Predtetschenski, Ra = Ramme 1951, R = Remaudière 1947, 1948, W = Waloff 1941 ● = Mittelwert

Locusta m. migratoria L. ph. solitaria Uv. et Zol.

Tabelle VI

♂♂ Hinterschenkellänge in mm

Fundorte bzw. Autoren	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
Bej-Bienko et Mischtschenko 1951				—	—	—	●	—	—	—						
Wolga-Delta (P) u. benachbarte Gebiete						1	3	8	1	1						
Kaukasus (Ra)				1												
Transkaukasus (P)						3	10	113	20	4						
Baltikum (Princis 1942)										1						
Hamburg										1						
Palavas (R), Cap d'Agde (P)							1 —	—	1 —	—	—	●	—	—	—	—
Sizilien (Ra)							1									
Donau-Delta						1				1						
Schwarzerde-Steppen-Zone (P)						4	2									
Tambow u. a. O. im Süden Mittelrußlands (P)							2									
Samar/Wolga (P)				—	—	—										
Bej-Bienko et Mischtschenko 1951 m. rossica		—	—	●	—	—	—									
Podsol-Zone (P u. eigene Messungen)	4	22	89	104	68	18										
Pamir				1	1											
Polen		1	4	14	7	2		2	1							
Teltow (Ra u. Gerstacker/rekonstruiert/= +)	1			+	+	+										
Kahl/Main, Karlsruhe, Hildener Heide		5	5	1												
Hochst/Vorarlberg				1												
Holland (W)		1														
Nordschweiz + = P				5+	3											
Südschweiz		2	5													
Italien (W)				2	1	2	1	1								
Italien/Apulien (La Greca)			—	—	—	—										
Italien (eigene Messungen)				1		2	2									
Sudfrankreich (W)				4	1											
Gironde-Landesregion (R)			—	—	●	—	—	—								
Isère (W)					1											
Korsika (W u. Teichmann)				1	1											
Algerien (Uvarov et Ham. zit. bei W.)						●										
Biscra (W)							●									

P = Predtetschenski 1928, Ramme 1951, R = Remaudière 1947, 1948, W = Waloff 1941, ● = Mittelwert

tumhöhe zu Kopfbreite) etc. zeigen ähnliche Schwankungen und Überschneidungen, als Beispiel seien hier einige P/C-Messungen von Populationen verschiedener Herkunft angeführt (alles ph. *solitaria*):

Ort	♀♀		♂♂	
	E/F	P/C	E/F	P/C
Hildener Heide	176—190	126—138	166—188	129—158
Kahl am Main	173—179		194—195	
Schweiz	174—198	123—141	168—205	106—151
Südfrankreich (Waloff)	174—199	146—165	171—186	140—182
Landesregion (Remaudière)	161—187	119—150	159—184	126—171
Italien (Waloff)	175—186	149—161	167—191	137—171
Algerien (Uv. et Ham.)	165—201	141—144	176—178	137—150
Pamir	198	128.5	174	125
Polen	169—204	119—140	177—240	101—135
Palavas (Remandière)	151—189	130—159	154—182	134—168
Kasachstan	184	137	183	121,5

Bei der ungeheuren Wandelbarkeit dieser Art verführen Maße leicht zu falschen Schlüssen. Gause (1928) z. B. nahm nach seinen Untersuchungen an, daß die absolute Größe von ♀♀ beider Phasen nach Osten zu-, die der ♂♂ hingegen abnehme. Bei Vergleichsmessungen konnte ich dies nur für ♀♀ bestätigt finden — wobei es auch Abweichungen gab — ♂♂ hingegen nahmen in Richtung von West nach Ost gleichfalls sowohl in absoluter Größe als auch der Länge ihrer Extremitäten (Ausnahme Palavas wie auch bei ♀♀) zu, d. h. mit der Zunahme der Körpergröße steigerte sich auch die Länge ihrer Beine etc. Im nachstehenden Beispiel wurden jeweils die größten Tiere aus einer möglichst zahlreichen Serie von ph. *solitaria* vom gleichen Fundort ausgewählt, nur bei Teltow/Mark waren zu wenig Stücke für eine Auswahl vorhanden; ebenso für Rumänien:

Fundort	Geschl.	Körperl.	Elytrenl.	Hinterschkl.	Pronotuml.
Hildener Heide	♀	—	43,5	24	10
Kahl am Main	♀	50	47	27	10
Teltow/Mark	♀	38.5	43,8	22,3	9,8
Kozienice/Polen	♀	43	50	26	11
Rumänien	♀		55	30	
Kasachstan	♀	56	57	31	14
Palavas (Rem.)	♀		64.2	38	15,1
Landesregion (Rem.)	♀		50.9	30	12,5
Landesregion (Rem.)	♂		41	23.9	9
Hildener Heide	♂		34,4	18.5	8,4
Kahl am Main	♂	35	39	20	8
Teltow/Mark	♂	32.5	35,5	18.5	7
Kozienice/Polen	♂	35	48	20	8,7
Donaudelta	♂	43	46.5	24	10,5
Kasachstan	♂	39	44	24	9
Palavas (Rem.)	♂		53,9	31,8	13,4

Diese Messungen ergaben wie viele andere eine Größenzunahme von West nach Ost, wobei nur die südfranzösischen Exemplare aus dem Rahmen fallen.

Wie groß die Überschneidungen sind und wie wenig bei solchen noch Verlaß auf Maße ist, zeigt der Umstand, daß etwa die kleinsten Exemplare der Palavas und jene der Übergangszone vom Cap d'Agde im Bereich der Maße von ebenso großen Stücken aus Polen liegen. Die Überschneidungen sind derart groß, daß es bei Vorlage eines kleineren Exemplares ohne Fundortzettel unmöglich ist, zu unterscheiden, ob es sich dabei um ein Stück aus Deutschland, Polen, der Podsolwaldzone Mittelrußlands, der Schweiz oder des Pamir handelt, selbst wenn es aus der Mitte einer Population dieser Gebiete stammt. Nicht viel günstiger liegen die Verhältnisse bei der ph. *gregaria*, obzwar bei ihr nur eine beschränkte Zahl von Ausbruchsgebieten in Europa bekannt sind. Ein Exemplar ohne Fundortangabe kann hier ebensogut aus dem Gebiet der Gironde wie aus der Schweiz oder Mittelrußland stammen, wogegen große Exemplare — wie auch bei ph. *solitaria*, wenn wir von jenen der Palavas absehen — nur aus dem Südosten stammen können. Betrachten wir die Angelegenheit jedoch von der ökologischen Seite, so läßt sich wenigstens aussagen, unter was für Bedingungen speziell die ph. *gregaria* heranwuchs, entstand. Was z. B. bei der Rasse Madagaskars eine ph. *transiens* ist, ist in Südrußland bereits eine

extreme ph. *gregaria*, wogegen die ph. *gregaria* Madagaskars die typischen Merkmale noch weiter entwickelt hat und die ph. *gregaria* Mittelrußlands, abgesehen von ihrer geringeren absoluten Größe, in ihren Merkmalen, besonders durch den meist geraden Pronotumkiel nicht an jene Südrußlands heranreicht. Je weiter nördlich bzw. unter je ungünstigeren ökologischen Bedingungen die Art lebt, desto ferner steht sie in ihren Kennzeichen der extremsten *gregaria* Form. Unter noch ungünstigeren Außenverhältnissen schließlich kommt es überhaupt nicht mehr zur Ausbildung einer ph. *gregaria* bzw. nur zu Ansätzen, wenigstens im Verhalten. Diese Feststellung steht nicht in Widerspruch zu der Tatsache, daß in Schweden (Ander, briefl. 1960) u. a. nördlichen Ländern bereits wiederholt echte, große *m. migratoria* in beiden Phasen gefunden wurden, denn, wie zuvor schon erwähnt, handelt es sich dabei immer um eingeflogene Tiere. Selbst wenn sich im Norden Europas diese Art durch einige Jahre hindurch halten könnte (Abkömmlinge eingeflogener Stücke) und selbst wenn es dort zu einer Massenvermehrung käme, nie könnten die Tiere — gleich welcher Phase — derartig beschaffen sein wie jene im Wolgadelta, es sei denn, es herrschten einmal dort solche Witterungsverhältnisse in einer Reihe einander folgender Jahre wie in Südrußland. Wenn nördliche Populationen nie die Größe südlicher erreichen, selbst wenn die Außenbedingungen durch Jahre günstig sind, so liegt dies daran, daß die südlichen Gebiete unter der gleichen Großwetterlage eben noch zusagendere Bedingungen bieten, wobei ich das südrussische Areal (Wolgadelta etc.) als günstigstes in Europa betrachte. Daß in der Hauptsache ökologische Faktoren das Aussehen europäischer *L. migratoria* bewirkten und bewirken, zeigt wohl am besten der Umstand, daß in den weiten Gebieten Afrikas bisher nur eine einzige Rasse, nämlich *L. migratoria migratorioides* R. et F. nachgewiesen wurde, weil diese dort einem relativ gleichmäßigerem Klimaablauf ausgesetzt ist, wobei aber auch hier (Remaudière 1954 und brieflich 1960) das Klima und die anderen ökologischen Umstände einen großen Einfluß auf die Morphologie (unabhängig von der Phasenverwandlung) haben, so daß z. B. 1950 im Überschwemmungsgebiet des Niger vier einander folgende Generationen jeweils mit den wechselnden ökologischen Verhältnissen Abänderungen zeigten. Wegen der größeren Stabilität ihrer Kennzeichen wurde die afrikanische Rasse auch schon als die ältere angesehen, wogegen *L. m. migratoria* mehr als Reliktform betrachtet wurde (Gause 1928, Uvarov 1922). Falls sich die afrikanische

Rasse im Versuch tatsächlich in ihren Merkmalen stabiler erweist, diese also erblich festgelegt sind und nur in geringerem Umfang variieren, dürfte dies als gesichert gelten. Es besteht aber immerhin auch dann noch die Möglichkeit, daß die größere Stabilität der Kennzeichen erst seit dem Tertiär erworben wurde — in dem die Gattung *Locusta* (als *Pachytylus* Fieb. von Handlirsch im „Handb. d. Entomologie, III:220, Jena 1925 angeführt) bereits auftrat — während die europäische Form die ungeheure Plastizität und Variationsbreite der ursprünglichen Art beibehielt, auf der ihre heutige, weltweite Verbreitung beruht. Falls die Phasenumwandlung und der Wandertrieb mit all seinen Begleiterscheinungen nicht schon während der Artbildung entstand, ist jedoch anzunehmen, daß die Solitärphase den älteren Typ verkörpert, einmal wegen der großen Übereinstimmung aller Rassen in dieser Phase, zum andern, weil eine anfängliche Nur-*gregaria*-Form wohl selbst unter tropischen Bedingungen nicht hätte dauernd bestehen können, und schließlich, weil auch im allgemeinen nicht wandernde Heuschrecken bei Massenvermehrung ähnliche Umbildungserscheinungen zeigen. Wie ich bei Ausarbeitung des Manuskripts wieder Ramme (1951) nachlese, sehe ich, daß dies ein Gedankengang ähnlich seinem ist (l. c., p. 323), nur daß er eben ph. *solitaria* als Art *(danica)* betrachtet, von der sich *migratoria* abspaltete. Die Feststellung Kennedy's (1956, der Joly zitiert), daß *gregaria* der ältere, *solitaria* der jüngere Typ sei, hat hiermit nichts zu tun, da sie auf physiologischen Tatsachen beruht, also von anderen Voraussetzungen ausgeht.

Nach dieser Abweichung wieder zum eigentlichen Thema. Die Merkmale einer echten geographischen Rasse sind entweder konstante Farbmerkmale oder ebensolche morphologische Abweichungen von einer angenommenen Stammart, die außerdem nicht neben der Rasse vorkommen darf. Vergleicht man Stücke einer Form etwa Mitteleuropas mit solchen derselben Art etwa aus Süd- oder Osteuropa, findet man nicht selten Abweichungen, die zum Aufstellen einer geographischen Rasse verleiten könnten. Vergleicht man dann aber große Serien beider, so zeigt sich, daß trotz abweichender Mittelwerte die Variationsbreite doch so groß ist, daß regelrechte Überschneidungen — wie angeführt — vorkommen. Manche Arten, wie etwa *Platycleis denticulata,* lassen sich leicht in eine Anzahl Rassen aufspalten, die sich, je nach dem Wohngebiet, in bestimmten Richtungen der ehemaligen Variationsbreite weiter differenziert haben, bei anderen wieder, etwa *Polysarcus denticauda* oder

Pholidoptera griseoaptera, war trotz großem Verbreitungsgebiet und geringer Vagilität eine Aufspaltung in Rassen nicht möglich. Ähnlich ist es bei *Locusta m. migratoria* L. Meine Ansicht ist, daß es sich bei den europäischen Vorkommen dieser Art nicht um Nachfahren einer großen Besiedlung des Gebiets zur Zeit der nacheiszeitlichen Wärmesteppe, sondern um Nachkommen erst in den letzten Jahrhunderten eingeflogener Schwärme aus der westpontischen Region oder noch weiter östlich gelegener Ausbruchsgebiete handelt. Zu dieser Feststellung führten mich rein ökologische und biologische Erwägungen und geschichtliche Tatsachen. Ich weiß, daß ich mit dieser Meinung, die ich bereits 1957 vertrat, vorläufig ziemlich allein dastehe. Nur Uvarov (briefl. an Rudy) und Rudy (1923—1925) selbst führten die letzten endemischen Kolonien Mitteleuropas auf frühere Einflüge zurück. Kurz vor Abschluß meiner Arbeit kam ich zu meiner Freude mit meinem verehrten, lieben Kollegen Professor Dr. Remandière in schriftliche Verbindung, der, ohne von meiner, in den Jahren von 1952 bis 1960 erarbeiteten, Überzeugung zu wissen, meiner Ansicht mit seinem Briefe vom 15. 11. 1960 eine weitere, feste Stütze gab. Er, der die Aufstellung seiner *migratoria gallica* wahrlich gründlich untermauerte, hat im Laufe von etwa 10 Jahren eine großartige Sammlung von *Locusta migratoria* aus verschiedenen Weltteilen zusammengetragen und außerdem die Biologie dieser Art im alten französischen Sudan eingehend studiert. Er erkannte dabei den hervorragenden Einfluß klimatischer Bedingungen auf diese Tiere. Damit änderte er auch seine Ansicht über den Wert der bisherigen Unterarten. Er kam zum Schluß, daß jede isolierte Population von *Locusta migratoria* bestimmte morphologische Merkmale ausbildet, aber daß die Verschiedenheiten zwischen unterschiedlichen Populationen keinen subspezifischen Wert besitzen. Was ich mir aus dem Schrifttum vergangener Jahrhunderte und der Gegenwart erarbeitete, erkannte er aus der Beobachtung des Lebens selbst.

In den folgenden Ausführungen möchte ich nun noch meine Ansicht mit Tatsachen belegen.

Zuerst seien einmal die heutigen Vorkommen und die etwa der letzten 100 Jahre in Mittel-, West- und Südwesteuropa betrachtet.

In Ungarn ist die Wanderheuschrecke selten geworden. Die pannonische Ebene war wohl immer nur sekundäres Brutgebiet für Massenvermehrung und heute nach Regulierung der Ströme, Ableiten der Sumpfgewässer und Kultivierung der großen Schilf-

felder ist sie allmählich auch in der solitären Form fast ganz verschwunden (Kadocsa 1952). Für die Seltenheit mag jedoch auch der fehlende Nachschub aus der Westpontischen-Region verantwortlich sein, denn auch die Kolonie im Schilfgürtel des Neusiedler Sees (bei dem stark kontinental getönten Klima Ungarns konnten die Schrecken Biotop und Lebensweise ihres Ursprungsgebietes weitgehend durch einige Jahre beibehalten!), in der es 1858 noch zu einem Ausbruch kam, war 50 Jahre später nichts mehr von ihnen zu bemerken, als Karny nach ihnen suchte.

Für Rumänien führt Knechtel etc. (1959) nur das Donaudelta und die Umgebung von Constanza am Schwarzen Meer unter Wiederholung der von Bey-Bienko und Mischtschenko (1951) gegebenen Maße an. Ich selbst besitze nur je ein Stück vom Donaudelta und Nagybánya (11. 8. 1957. Kis leg.).

Polen: Warschau, Kozienice (1912 recht häufig!), Styr-Tal (Wolhynien, Ostpolen), an trockenen, sonnigen Ufern entlang des Mittellaufs (Kaminski, 1938 zit. bei Waloff l. c.). Pulawy, Biala, Podlaská, Lukow, Radzyn Podlaski, Siedlce. Westpreußen (1875), Thorn, um Deutsch Krone (Posen) 1887, 1888 auf Ödland mit schütterer Vegetation und verstreuten Kiefern auf sandigen Böden (La Baume, zit. bei Waloff l. c.), in den genannten Jahren Massenvermehrung, + (ein + hinter dem Fundort bedeutet, daß die Population erloschen oder wahrscheinlich erloschen ist), Oberschlesien (Bazyluk 1956). Gebiete, die unter polnischer Verwaltung stehen: bei Breslau 1909 ein [illegible]. 1936 bei Friedrichshain (Zauchegebiet bei Wohlau/Schlesien) in größerer Anzahl auf Brachfeldern mit *Calliptamus italicus, Sphingonotus caerulans* u. a. xerophilen Arten (Merckel, 1941).

Tschechoslovakei: Bei Prag + (Obenberger 1926).

Deutschland: Mark Brandenburg, besonders Kreis Teltow, Niederbarnim und Ruppin (bes. 1875) + und gleichzeitig in Mecklenburg bei Mirow, Waren, Malchow u. a. Orten +, bei Berlin 1830 von Philippi (zit. b. Gerstaecker) als ständig vorkommend angeführt, dort noch 1873—1876 und 1879 +. Zacher (1917) führt für 1889 eine lokale Plage in Brandenburg an. Truppenübungsplatz Döberitz 1915 im ganzen Umkreis nicht selten + (Le Roi briefl. an Zacher 1917). Lüneburger Heide 1876—1878 (schon von Ritter 1793 angegeben) und 1900, 1938 zit. b. Weidner +. 1873 bis 1875 beträchtliche Schäden bei Magdeburg (bes. Torgau, Falkenburg, Camsfelde und Mochlitz (Weidner 1938) +. Wildenhain/Mitteldeutschland 1892, 1893 in der Heide häufig (Rei-

chert, zit. b. Weidner 1938) +. Von 1849—1858 vereinzelt bei Wiesbaden. 1859 und 1860 in größerer Anzahl um die Stadt + (Kirschbaum, zit. b. Rudy l. c.), also im Mainzer Becken (Trockeninsel!). 1846 Habichtswald + (Hessen/Nassau), zit. bei Rudy l. c., wohl bloß ein Einzelstück. Frankfurt/Main (Fischer 1853) +, mit der Angabe „nicht selten sehr braun", also wohl zeitweise häufig. Karlsruhe/Rheingraben 1847 1 Stück. 1848 auf dem dortigen Exerzierplatz (trockener Boden, schüttere Vegetation!) und dem dortigen Scheibenberg eine Anzahl + (mit der Angabe: ½ so groß wie *migratoria* und intensiv grün). Aschaffenburg 1859—1867 (Jaeckel zit. b. Rudy l. c.) +. Kahl am Main 1901 + (Belege im Naturwissenschaftl. Museum d. Stadt Aschaffenburg). hier im warmen Tal an Gewässern mit urwüchsiger Vegetation, an die fast unmittelbar angrenzend, nur wenige Meter höher liegende sandige, sterile Stellen stoßen, lebte sie nicht in diesem an die südrusissehen Verhältnisse erinnernden Biotop, sondern flog zusammen mit *Oedipoda caerulescens* auf sandigen, trokkenen Wiesen und Feldern in der Nachbarschaft (Froehlich 1903). Im Rheinland (Leydig 1881, p. 134) 1875 bei Bonn auf dem Venusberg + und dann dort von ihm jedes Jahr bis 1880 beobachtet, in letztgenanntem wieder sehr häufig. Goldfuß (zit. b. Leydig a. a. O.) hatte sie von dort schon 1843 erwähnt. 1913 wieder bei Bonn (Kottenforst +, Holtenforst +) und auf der Wahner Heide +, zwischen Bonn und Köln (Zacher l. c.), besonders kolonien auf trockenen Heiden bei Elberfeld + und Düsseldorf +, besonders auf der Hildener Heide +. Es handelt sich hier um eine *Calluna*-Heide, die heute durch Aufforstung stark verkleinert ist. Siegen + auf Heiden des Münsterlandes 1876. Münster + 1875 vereinzelt (Leydig l. c.), auf der Coerdeheide + 1875—1899 (bei Wiedenbrücken anscheinend besonders zahlreich, da eigens vermerkt) mit Vorliebe auf wenig bewachsenen Orten (Westhoff zit. b. Zacher 1917). Am Mittelrhein + jedes Jahr zwischen 1875 und 1880. Dormingheim + 1907 (Rudy l. c.). bei Borken/Westfalen 1932 in mehreren Stücken. + (Roeber 1951). Griesheimer Sand von 1870—1880 + (Seitz, zit. b. Knipper 1932).

Schweiz: 1860 weist Meyer-Duerr (zit. b. Rudy l. c.) auf endemische Kolonien hin, so im Wallis (Sanddüne und Schilfgürtel a. d. oberen Rhone), bei Bern (1875 zahlreiche Larven bei Erlach (Fruhstorfer 1921). Ausbrüche 1717, 1836—1839, 1857—1858, in letzterem Jahr Schwärme vom Rhonetal bis Vaud, Friburg, Bern, Solenre, Aargau Kanton und bis ins Isère Dpt. (Frankreich).

wo sie in der Umgebung von Boùrg d'Oisans im Tal von Romanche Schaden verursachten (Bellevoye 1892, zit. b. Waloff l. c., sie meint dabei, daß zwei undatierte Exemplare von Isère unzweifelhaft zu *rossica* gehören). „Im oberen Rheintal 1875 in verheerenden Mengen", dieser Hinweis Leydig's (l. c.) bezieht sich wohl besonders auf den von Brügger (zit. Nadig 1930/31) geschilten Ausbruch, bei dem zuerst Larven in Massen bei Fläsch im Ried erschienen, sich dann ausbreiteten und auf Getreidefeldern Schaden von über 6000 Fr. verursachten; „ächte Wanderheuschrecken" überschwemmten damals u. a. Auen und Rieder samt der anstoßenden Felder. Am Rheinufer zu der Zeit bis über Ilanz, Domleschg und Vorderprätigau häufig. Einzelne Stücke verflogen sich schon 1774 bis in die Alpenstufe (1900 m), schwärmten also richtig aus. In den Nord- und Südtälern Graubündens verbreitet. Im Gebiet des Alpenrheins schon lange endemisch und kleine Ausbrüche verursachend. 1838 z. B. in den Tälern des Wallis Straßen zeitweise durch Heuschreckenmassen wegelos (Ritter, zit. bei Rudy l. c.). Zu dem oben erwähnten Ausbruch im oberen Rheintal 1875 gehört auch der Bericht von Müller (zit. b. Rudy l. c., dem wir mit Rathleff überhaupt die besten deutschsprachigen Zusammenstellungen von Wanderheuschreckenauftreten und Einflügen verdanken!), der anführt, wie die „ächte migratorius an Ort und Stelle" am Bieler See ausgekommen ist. Die Stücke vom Bieler See im Naturhistorischen Museum von Wien sammelte Dr. Cramer, eine Jahreszahl ist nicht angegeben, doch stammen sie unzweifelhaft aus der Zeit von 1874—1875, wie auch jene, die Brunner (1882) von dort erhielt, und von denen er bemerkt, daß es die nämliche Varietät wie von Schaffhausen — sei; auch das Fundjahr der Schaffhauser *m. migratoria* ph. *gregaria* im Naturhist. Museum von Wien (= Brunner's Sammlung) steht nicht fest, es ist nur bekannt, daß sie im August und September von Dr. Stierlin am Rhein gesammelt wurden. Ich nehme jedoch auch hier mit Gewißheit an, daß sie aus den angegebenen Ausbruchsjahren stammen. Hier wurden zum erstenmal einwandfrei autochthone Stücke der ph. *gregaria* in Mitteleuropa nachgewiesen. 1906 und 1911 werden nochmals kleine Ausbrüche bei Martigny (Unter-Wallis) beobachtet; seit der Regulierung der oberen Rhone sind die begünstigenden Faktoren weitgehend verschwunden. In der Schweiz gibt es auch heute noch endemische Populationen. Da mir nicht bekannt ist, wie weit ältere Angaben noch zutreffen, führe ich hier nur neuere Daten bzw. mir mit Sicherheit bekannte Fund-

orte an. 1917 im Wallis ein *danicus*(!)-Schwarm (Gams, briefl. 1925 an Rudy l. c.). 1920 von Fruhstorfer (l. c.) auf der großen Kiesbank bei Rothenbrunnen (Domleschg/Hinterrhein) festgestellt: „Das umgebende, von *Typha* durchsetzte Schilf belebten *Pachytylus danicus* und *migratorius*", dort noch 1934 gefunden und wohl auch noch heute, da die alluvialen Sande mit Schilfgürtel neben dem Rhein und seinen Nebenflüssen ein Vorkommen stark begünstigen. Um 1910 in und um Genf (Fruhstorfer l. c.), einige Tage später bei Villeneuve und am Salève, weitere Funde — wohl aus der gleichen Zeit — von Savièse, Sion, Brig, Berisal. Ilanz (Graubünden, Nadig leg.) 1950, Roveredo (Misox, Nadig leg.) 1942, Gudo (Tessin, Nadig leg.) 1951.

Österreich: Südöstlich vom Bodensee (Vorarlberg) + 1 ♂ ph. *solitaria* bei Höchst im Bregenzer Wald (Ebner 1951, 1953), auch Krauß (Leydig p. 262, l. c.) fand 1869 ein ganz frisches Exemplar auf einer Sumpfwiese auf dem Hochälpele im Bregenzer Wald. Diese Auftreten stehen wohl im Zusammenhang mit den nördlichen schweizer Vorkommen. Das erwähnte Brutgebiet am Neusiedler See und die von Meyer-Dürr 1860 (zit. b. Rudy l. c.) erwähnten Kolonien in Tirol sind längst erloschen. Seit weiterer Zuzug über das Drautal aus dem Osten unterblieb, gibt es dort keine Dauervorkommen mehr. Einzelne Exemplare (1 ♀ ph. *transiens* 13. 10. 1953 bei Rust/Neusiedler See, 1 ♀ ph. *solitaria* 30. 8. 1922 Klagenfurt, einzelne ph. *gregaria* und *transiens* bei Wien, Steiermark (Leoben) sind nach ihren Abmessungen einwandfrei der West- oder Ostpontischen Gruppe zuzuweisen und von dort eingeflogen.

Holland: Sandige Heiden; Brunsummer Heide nahe Sittard, Prov. Limburg, Ostholland (noch 1935) und bei Helmond, Prov. Nord-Brabant (Willemse, zit. b. Waloff l. c.).

Frankreich: In den Savoyer Alpen befanden sich wohl ähnliche Kolonien wie in der Schweiz: 1850 wird dort ein kleiner, lokalisierter Ausbruch am linken Ufer der Isère, nahe St. Piére d'Albigny (Dpt. de Savoie) erwähnt (Genin et Bonjean 1850, zit. b. Rudy l. c.). Aber auch heute gibt es im Südwesten und Süden Frankreichs noch ständige Populationen. In den Landes des Gascogne und Gironde kam es von 1944—1948 sogar zu einer vollkommenen Umwandlung in ph. *gregaria* mit Schwärmen bis zum Mittelmeer und andererseits bis nach England. Das Schlüpfen währte in der angegebenen Zeit von Mai bis Mitte Juni (also wie bei der angenommenen *m. rossica*), die Larven zeigten die typi-

sche schwarze Farbe mit gelben Zeichnungen. Imagines traten von ab Ende Juni, Schwärme ab Ende Juli auf: die Eiablage erfolgte von Anfang September bis in den Oktober hinein. Die Populationen aus diesen Gebieten erhielten den Namen *m. gallica*. Direkt am Mittelmeer (Golf du Lion), vom Cap d'Agde bis etwa Aigues Mortes (um einen festen Punkt zu nennen) lebt eine weitere Population, die um Palavas riesige Ausmaße erreicht. Nördlich davon bei Montpellier und Montagne de Lure (wohl auch noch an anderen Stellen) finden sich ähnlich große Stücke. Mir ist unbekannt, ob es sich dabei um kleinere Populationen oder um von Palavas verflogene Exemplare handelt.

In Italien ist die Wanderheuschrecke an verschiedenen Orten nachgewiesen. Aus den letzten 50 Jahren sind mir folgende Funde bekannt: Milano, Rom und Umgebung, Ostia, Turin, Apulien (u. a. Taranto), Arquata, Ascoli, Ronchi, (Toscana), Apuanische Alpen (u. a. Mte. Folgorito, 900 m ü. M.). Schließlich wären noch die Mittelmeerinseln zu erwähnen. Da mir hier die ökologischen Verhältnisse — wie auch von Jugoslawien, Griechenland und Bulgarien — weitgehend unbekannt sind, kann ich diese Populationen im folgenden nur flüchtig behandeln, doch gilt wohl für sie zum Großteil das gleiche wie für die Populationen in Südfrankreich.

Aus der vorstehenden Übersicht ist ersichtlich, daß es in weiten Teilen Europas autochthone Vorkommen der Wanderheuschrecke gegeben hat und noch gibt. Es erhebt sich nun die große Frage, woher stammen diese Populationen? Ihren Maßen nach sind es — abgesehen von den Riesen in Palavas — keine unmittelbaren Nachkommen eingeflogener Stücke aus dem Südosten, weshalb sie als Rassen oder gar selbständige Arten betrachtet wurden. Während Ramme (l. c.) den Ursprung zu der weltweiten Verbreitung seiner im guten Glauben angenommenen „*danica*" in Beziehung bringt, nimmt Waloff (l. c.) eine Besiedlung mit der Ausbreitung der nacheiszeitlichen Wärmesteppe nord- und westwärts an, also Ausdehnung des Wohngebiets der „echten" *m. migratoria* weit über die heutigen Grenzen ihrer klassischen Bruträume. Es handelt sich dabei praktisch um denselben Vorgang, den Predtetschenski für die UdSSR annahm. In der Folgezeit, d. h. in der feuchten atlantischen Periode mit kühlerem Sommerklima konnte die Art nur auf begünstigten Örtlichkeiten, wie in engen Alpentälern mit starker Sonneneinstrahlung und hoher Schneedecke im Winter und nördlich davon in geschützten Flußtälern und trockenen Heiden oder auf „Ödland" mit leichten, warmen Böden und

damit günstigem Mikroklima, das kontinentalere Züge als das der Umgebung zeigte, weiterbestehen. Hand in Hand mit dem Rückzug in Refugien bzw. Verbleiben in begünstigten Örtlichkeiten verringerte sich die Körpergröße, ein Vorgang, der bei Orthopteren häufig eintrat, wir finden z. B. vielfach im Süden oder in Tälern größere Exemplare einer Art als im Norden oder im Gebirge. Nimmt man an, daß die ursprünglichere Form klein war, dann wurde sie eben größer, wenn sie in günstigere Verhältnisse gelangte. Doch erscheint das erstere wahrscheinlicher, denn wir sehen, daß etwa die Tiere der Populationen auf den Flußterrassen der mittleren Wolga, wo klimatische, Boden- und Vegetationsverhältnisse sich jenen des Südens nähern, im Ganzen größer werden als *m. rossica* und der „echten" *m. migratoria* sehr nahe stehen (Zolotarewski 1936, zit. bei Waloff a. a. O. und Predtetschenski 1928). Eine weitere Stütze in der angenommenen Rassenbildung wird in Zeuner's (1930) Darstellung der Restvorkommen von *Ephippiger vitium* (et *ephippiger*) in Beziehung zu den Schwarzerdeböden erblickt, die sich allein unter klimatischen Bedingungen bilden konnten, wie sie allein einst die Wärmesteppe bot. So stimmen tatsächlich einige Vorkommen (Thorn, unteres Maintal, Prov. Limburg) von *Locusta* und *Ephippiger* überein, doch viele andere weichen voneinander ab und dies schon aus dem einfachen Grund, weil die Sattelschrecken nicht an bestimmte Pflanzen gebunden sind (wogegen Wanderheuschrecken zur Entwicklung Gräser brauchen) und Buschlandschaft freiem Gelände vorziehen. Wenn die Biotope von *Ephippiger* auch für *Locusta* optimale Bedingungen böten, müßte diese heute doch noch zumindest an einigen Stellen bei uns neben dieser auftreten, etwa in Kärnten, das nach Zenner (l. c.) kontinentales Klima hat. Aber gerade dort, wo *Ephippiger* nicht selten ist und wo *Locusta* seit 872 wiederholt, zuletzt 1784 (dabei scheint es sich allerdings um eine lokale Vermehrung von Nachkommen der Invasion von 1693 oder späterer, kleinerer Einflüge gehandelt zu haben, weil um diese Zeit keine Ausbrüche in der westpontischen Region erfolgten) einflog und sich vermehrte, erscheint sie seit dem Erlöschen der sekundären Brutgebiete in den Donauländern nur noch in der ph. *transiens* und *gregaria* oder in großen, einwandfrei dem SO zuzuschreibenden Stücken. Sehr bemerkenswert erscheint mir hingegen Zeuner's (l. c.) Feststellung, daß die Fundorte von *Ephippiger*, die nicht mit den klimatischen Anforderungen übereinstimmen, innerhalb hoher Gebirge liegen. Während nämlich die *Locusta*-Vorkommen nörd-

lich des Alpengürtels alle in trockenwarmen Biotopen liegen, die Tiere also xerophil sind, erscheinen die in den Alpentälern lebenden Populationen wieder hygrophil und leben dort unter ähnlichen Verhältnissen wie die Populationen im südlichen Rußland, wenngleich auch hier die klimatischen Faktoren nicht an jene heranreichen, was in der geringeren Größe zum Ausdruck kommt. In einigen Alpentälern kann es allerdings zu mikroklimatischen Bedingungen kommen, die an jene der südrussischen Halbwüste heranreichen; das Durance-Tal der Hautes Alpes im Südosten Frankreichs z. B. hat, selbst etwa 1400 m hoch gelegen und von Bergen mit 4000 m Höhe umgeben, nur einen jährlichen Niederschlag von 280 mm. Im Süden Frankreichs und Italiens herrscht zudem häufig das westmediterrane Klima mit trockenen, heißen Sommern, denen allerdings oft ein milder, regenreicher Winter gegenübersteht. Auf alle Fälle aber sind diese Populationen lebenstüchtiger als im übrigen europäischen Gebiet nördlich der Alpen, wo sie vielfach ausstarben, weil eben Ödland und Heiden keine optimalen Verhältnisse gewähren, sondern sozusagen nur eine Notlösung sind, die durch Jahre ein Dahinvegetieren gestatten, dann aber in einer Reihe extrem ungünstiger Jahre zum Untergang führen. Wären Heiden etc. der ursprüngliche Lebensraum, müßten Wanderheuschrecken zumindest früher, d. h. in den letzten 200 Jahren regelmäßig vorgekommen und auch zahlenmäßig häufiger gewesen sein. Einem Beobachter wie Rösel von Rosenhof wären sie z. B. auf den xerothermen Sandflächen um Nürnberg, wo ein Relikt wohl eben jener postglazialen Wärmesteppe, *Sphingonotus caerulans*, noch heute zu Hause ist, gewiß nicht entgangen. Aber er sagt ausdrücklich, daß er die Wanderheuschrecke (die auch 1811 in einzelnen Stücken um Nürnberg gefangen wurde) 7 Jahre lang vor dem großen Einflug von 1748 nicht sah, wogegen er sie früher vereinzelt wahrgenommen hatte.

Es wäre nach diesen Erkenntnissen nun festzustellen, ob Wanderheuschrecken der ehemaligen Wärmesteppe überhaupt eine Möglichkeit zum Überleben hatten, wobei ich mich — da mir nur Fachwerke über die Vegetationsgeschichte aus diesem Gebiet zur Verfügung stehen — auf den mitteleuropäischen Raum beschränke. Die Grundvoraussetzung hierzu wäre, daß es seither ständig ausgedehnte Plätze gab, die unbewaldet blieben und daneben die mikroklimatischen Anforderungen von *Locusta* erfüllten. Genaue Angaben über weiter zurückliegende Zeiten sind nicht vorhanden, da es damals noch keine meteorologischen Stationen gab, doch gibt

es andere Hinweise, z. B. in Chroniken und auch die Besiedlungsgeschichte, Pollenanalyse usw. können Aufschlüsse geben.

Wie schon erwähnt, wird *Ephippiger* als Relikt der Wärmesteppe betrachtet und ebenso *Sphingonotus caerulans*. Sie sind Beweise für die Möglichkeit eines Überlebens ungünstiger Folgezeiten, doch ist, wie gesagt, *Ephippiger* mehr ein Tier der Buschlandschaft, wogegen *caerulans* in seinen Ansprüchen (trockenwarme Sandböden mit spärlicher Vegetation) weitgehend mit jenen von *Locusta* in Steppen übereinstimmt. *Sphingonotus caerulans* ist ein Tier der Heiden und Kiesbänke, ja seine heutigen Fundorte fallen sogar vielfach mit ehemaligen Fundorten von *Locusta* zusammen. Was für die eine Art recht ist, müßte nun eigentlich für die andere billig sein. Aber warum kommt *caerulans* heute noch in vielen Gebieten Mitteleuropas vor, wogegen ebendort *Locusta* fehlt (nur in der Schweiz dürften auf Kiesbänken noch beide nebeneinander erscheinen)? Man führt das Verschwinden von *Locusta* auf Kultivierungsmaßnahmen, d. h. Verkleinerung der Ödlandflächen zurück (Ramme l. c.). Dies trifft auch stellenweise (z. B. Griesheimer Sand, Mark, wo auch andere Arten verschwanden) zu, aber es gibt durchaus noch Gebiete, die ihr zusagen müßten, etwa das sandige Nürnberger Becken, die sächsischen Heiden (in den letzten 20 Jahren auch *caerulans* dort selten geworden), oder die Lüneburger Heide, wo sie seit 1878 verschwunden ist. Man könnte mir entgegenhalten, sie sei dort übersehen worden, wie die Heideschrecke (*Gampsocleis glabra*) von 1825 bis 1902 ebendort. Hierzu wäre zu bemerken, daß Orthopterologen (und erst recht andere Entomologen) früherer Zeiten dem Gesang der Heuschrekken wenig oder keine Bedeutung zumaßen — sonst fänden sich in Büchern Hinweise darauf, vor allem in Bestimmungswerken —, sondern eben nur darauf ausgingen, Tiere zu sammeln, um sie ihrer Kollektion einzuverleiben. Die Heideschrecke schweigt nun bei Störung und versteckt sich in der Regel (in freiem Gelände überrascht, entzieht sie sich auch der Verfolgung durch Sprungflug), wogegen die Wanderheuschrecke bei Störung lebhaft springt und fliegt und so bei ihrer auffallenden Größe gar nicht zu übersehen ist. Da *Gampsocleis* ein unzweifelhafter Rest der Wärmesteppe ist, fällt zudem auf, daß in der Garchinger Heide bei München nie ein *Locusta*-Fund erwähnt wird. Da sich erstere durch Jahrtausende dort hielt, müssen die ökologischen Ansprüche letzterer eben noch höher sein, sonst hätte sie sich doch wenigstens bis in die Tage der alten großen Orthopterologen dort als „*danica*" halten müssen.

Wie waren nun die Witterungseinflüsse auf etwaige „*danica*"-Populationen seit der Zeit der Wärmesteppe? Wir wissen, daß milde und strenge Winter, heiße, trockene und kühle, nasse Sommer von Jahrzehnt zu Jahrzehnt, von Jahrhundert zu Jahrhundert abwechseln in kurzen oder langen Abständen. Gegenwärtig z. B. steigt das Temperaturmittel seit etwa 100 Jahren ständig an, und zwar trifft diese Erhöhung vor allem in die kalte Jahreszeit, wogegen die sommerlichen Niederschläge bekanntlich von 1890 bis 1956 mengenmäßig zunahmen. Dies könnte (und ist meines Erachtens auch mit der Hauptgrund) die Ursache des Aussterbens der kontinentalen „*danica*" (ich verstehe darunter *m. migratoria*) sein, aber nach dem Wärmegipfel um die Wende von der Mittleren- und Jungsteinzeit (ca. 4000 v. Chr.) gab es schon wiederholt solche Schwankungen mit einem Höhepunkt um etwa 1100, dem ab etwa 1300 n. Chr. eine ständige Verschlechterung (Gletscherausbreitung als nur ein Beweis) folgte, während jetzt wieder eine gegenläufige Bewegung im Gange ist, die aber atlantisches Gepräge hat, so daß von einer zunehmenden „Atlantisierung" unseres Klimas gesprochen wird.

Betrachten wir mit Firbas kurz zwei Gebiete mit „klassischen" „*danica*"-Vorkommen. Das märkische Gebiet (Altmark im Westen bis Neumark im Osten, südlich bis an die Nordgrenze der Niederlausitz und Niederschlesiens) zeigt zunehmende thermische Kontinentalität von Westen nach Osten. Die Niederschläge liegen heute selbst in den Trockeninseln noch bei 500 mm, in ausnahmsweise trockenen Jahren aber würden die Temperaturen, besonders in dem breiten Streifen von Berlin entlang der Spree (Julimittel zwischen + 18 und + 19° C) wohl für eine Massenvermehrung ausreichen. Daß auch dies in der Vergangenheit öfters vorkam, beweisen Berichte. Aus der Bewaldungsgeschichte geht hervor, daß sich Wanderheuschrecken wohl nur in den seit einigen 1000 Jahren bestehenden Heidekrautgebieten hätten halten können, denn die armen, trockenen Sand- und Talsandböden beherrschte durch die ganze Nacheiszeit weitgehend die Kiefer (*Pinus silvestris*), wogegen die Lehmböden schon in der Wärmezeit reichen Haselbewuchs und später besonders artenreiche Eichenmischwälder trugen. Dichte Heidekrautbestände erscheinen aber wenig günstig für die Art. In den alten Berichten aus diesem Raum ist immer nur von Brachland und kultiviertem Gebiet die Rede. Ein Überleben seit der Wärmezeit erscheint also dort ziemlich unwahrscheinlich. Im Westen haben wir im oberrheinischen Tiefland ein altes Sied-

lungsgebiet, dessen Trockeninseln heute aber für eine Massenvermehrung zu hohe Niederschläge aufweisen, wenngleich die Temperaturen dafür ausreichen würden; zudem sind die Winter dort in der Regel sehr feucht und mild. Das Mainzer Becken mit vielen Steppenrelikten war schon zur Jungstein- und Bronzezeit stark besiedelt und hatte wohl bereits damals stellenweise waldfreie Gebiete. Ein Überleben wäre dort — vielleicht — möglich gewesen, eine, wenn auch nur zeitweise Bewaldung der Steppe schlösse dies völlig aus. Aber auch dies scheint mir unwahrscheinlich, weil sich eben in unserer Zeit Populationen immer nur durch eine relativ kurze Zeit hielten und dann verschwanden, wogegen andere Steppenrelikte sich behaupteten. Als Beweis für die Dauerbesiedlung einzelner Gebiete durch *Locusta* wird auch das Zusammenleben mit anderen, gleichfalls xerophilen Insekten, betrachtet. Ich meine, es ist eher so, daß sich *Locusta* eben gerade da halten konnte, weil eingeflogene Schwärme hier zusagende Lebensbedingungen vorfanden. Denn wir dürfen nicht übersehen, daß in geschichtlicher Zeit — wofür wir genügend einwandfreie Beweise haben — und auch gewiß in vorgeschichtlicher Zeit gerade die Gebiete, in denen es nach der oben angeführten Übersicht zum Auftreten autochthoner Wanderheuschrecken-Population kam, immer wieder von Schwärmen heimgesucht oder überwandert wurden. Im Frankfurter Gebiet gab es z. B. 1335 „unzählige Mengen" von ihnen und 1803 kamen Schwärme über Polen nach Schlesien, die bis nach Brandenburg ausstrahlten. Selbst wenn sich seit der Zeit der Wärmesteppe in Mittel- und Westeuropa Populationen von Wanderheuschrecken gehalten hätten, so hätten sich die angenommenen Rassen — eben weil sie in den Gebieten lebte, die auch den eingeflogenen Schwärmen zusagten — doch ziemlich restlos mit den viel zahlreicheren Zuzüglern vermischt, die doch ihre Ursprungsgebiete vor Kopula und Eiablage verlassen und unser Gebiet erreichen, wenn dort noch Paarungszeit ist. Und kommen sie später, dann vermischen sich unweigerlich ihre Nachkommen mit jenen autochthoner Populationen, denn Nachkommen eingeflogener Schwärme gab es genug. Hierfür nur einige Beispiele. Bereits 872, als so große Hitze herrschte, daß Brunnen und Flüsse fast austrockneten, müssen die eingeflogenen Scharen Nachkommenschaft hinterlassen haben, weil sie 873 in Sachsen und anderen Gebieten nicht selten waren, obwohl über neuerliche Einflüge nichts berichtet wird. Doch auch aus relativ neuer Zeit gibt es genug einwandfreie Zeugen. 1708—1715 drangen Schwärme nördlich bis Litauen

und westwärts (1712) über Südpolen in Schlesien ein. Die starke Zunahme um Breslau und Neiße 1719 zugleich mit Ausbruch in der westpontischen Region, ist wohl damit in Zusammenhang zu bringen, ebenso 1727, wo im Juni rund um Breslau Larven schlüpften und 1728 wieder erschienen. Perlick (1930/31) zitiert dazu „Für 1727—28, 1748—49 ist mit Sicherheit festzustellen, daß es sich neben Zuzug über die Grenze vor allem um Schrecken handelt, die aus den Eiern herangeflogener Schwärme im Lande selbst zur Welt gekommen sind", und „1727 kleine ungeflügelte im Juni, die sich besonders im Korn und Weizen aufhielten. Nach Verlauf von Wochen, als das Getreide reifer, härter wurde, hatten sie sich verloren. Aber 1728 in der Woche nach Pfingsten wieder zu bemerken, die schließlich marschierten (!)." 1729 wieder Einflüge in Schlesien, Lausitz, Brandenburg und Sachsen (Rathlef l. c.). „im folgenden Jahr 1730 hatte man sie daselbst bereits im Junius und Julius, in welchen Monaten die fremden Heuschrecken nach Teuschland noch nicht zu kommen pflegen", objektiv schreibt er jedoch „bei Berlin rührt der Schaden mehr von Landheuschrekken (womit er Laubheuschrecken — die er u. a. wegen den längeren Fühlern und fehlenden Ocellen von den übrigen Schrecken unterscheidet: auf p. 89 führt er bei Massenschäden in der Lausitz 1730, die breslauische Natur- und Medicingeschichte 1730 zitierend, auch eine schädliche Gattung „gelb und grün gestricht und mit Säbel" an. Falls es sich dabei um keine Verwechslung handelt, könnte dies wie oben bei den angeführten „Landheuschrekken" *Tettigonia viridissima* gewesen sein, die im Osten ja bei Massenvermehrung noch heute schädlich werden kann) als von fremden her". Er kennt sich recht gut aus und weiß auch, daß die richtigen Wanderheuschrecken zu erwarten seien, wenn Dürre im nächsten asiatischen Reiche herrsche. Wenn man bei solchen Berichten eventuell noch sagen könnte, das Erscheinen der Larven könne unabhängig von den eingeflogenen Schwärmen geschehen sein, d. h. von einheimischen Populationen der „*danica*" herrühren, die sich der begünstigenden, trockenen und heißen Witterung entsprechend vermehrt hätten (Ramme 1951 meint z. B., daß die Plagen von 1728 u. a. auf „*danica*" zurückzuführen seien), so sind folgende Berichte völlig eindeutig. Schon Konrad von Megenberg (zit. bei Rudy l. c.) schildert, wie 1337 die Wanderheuschrecken Samen hinterließen, aus denen wieder „Mastschrecken" wurden. 1542 Einflug aus Polen in Schlesien (Ursprung: Westpontische Region, Waloff l. c.) (Rathlef l. c. p. 47). 1543 „und

obgleich den Winter über viele alte erfroren, so wollten sich doch gegen den Frühling allhier bei Zittau, zu Muskau und auf der Görlitzschen Heide junge Schrecken finden, die waren schwarz und kaum Heymen groß". Hottinger (1655 zit. bei Gerstäcker l. c.) hebt nach der Überflutung großer Teile Europas 1541 hervor, daß die Heuschrecken „anfangs keine Flügel gehabt und sich von einem Ort zum andern springend fortbewegt hätten", also Larven waren. Rathlef (l. c. p. 49) sagt dazu „und weil sie Eier legten (nämlich die eingeflogenen Schwärme), so kamen im Frühling junge Heuschrekken hervor, die viel Unfug anrichteten". Nachdem bereits 1745 und 1746 Schwärme im südlichen Rußland auftraten und es 1747 zur Massenvermehrung im westpontischen Ausbruchsgebiet kam und Einzelstücke selbst Upsala erreichten, wurden 1748 weite Teile entlang aller Einfallstraßen bis Holland, Frankreich und England sowie Südostschweden überflutet. Eiablage in Schlesien, wo Larven bereits im Herbst — also ohne Diapause, wie sonst bei der Herdenphase üblich — schlüpften. Es wird dazu bemerkt, daß es ein besonders warmer Herbst war. 1748 (Perlick l. c.) haben sie „in trockenen Feldern ein fingerstief unter der Erde genistet und ihre Brut zurückgelassen". 1749 schreibt Wirtschaftsverwalter Möche (zit. bei Perlick l. c.) aus Klein-Schnellendorf/Oberschlesien: „Die Heyschrecken hatten viel Bruth angesetzt, welche das darauff folgende Frühjahr (damit kann nur das späte Frühjahr vor der Sonnenwende, also das kalendermäßige Frühjahr, gemeint sein, weil vor Juni keine Imagines zu erwarten sind) in großer menge zum Fliegen tauglich wahre, es muß aber die Sonne hierzu Lande allzuwönig Hitze haben, zumahlen dieses junge Ungeziefer nicht das Wachstumb deren Alten erreichet". In dem Verzeichnis der Halbkäfer etc. vom Ursprung der Donau, Neckar, Bodensee (1801, zit. bei Rudy l. c.) heißt es, daß man die Abkömmlinge der Heuschrecken von 1747 und 1748 noch bis 1752 bemerkte und in der Chronik der Stadt Schweinfurt (zit. b. Rudy l. c.) wird angeführt, daß sich 1749 eine ungeheure Menge ungewöhnlich großer Heuschrecken gegen den Herbst, aus Ungarn und der Wallachei kommend, niederließ und daß nachher die Felder gepflügt und der zurückgelassene Same dieser Tiere „tausend Malterweise" gesammelt und verbrannt wurde. Man erkannte also recht gut die Gefahr, die durch die Eiablage eingeflogener Schwärme entstand. Nicht umsonst wird auch, besonders in preußischen Verordnungen, immer wieder die Vernichtung der Eigelege gefordert. 1749 in Posen Larvenschäden, in Schlesien und

Polen neuer Einflug, größter Teil davon mit größeren Tieren noch als im Vorjahr. Sie vereinigten sich mit den hier aufgewachsenen Stücken! Selbst wenn hier also „*danica*" mitgespielt hätte, wäre sie restlos in der Vermischung aufgegangen wie andererorts auch. Rathlef (l. c.) weiß, daß es kleine und große Heuschrecken (*Locusta*) gibt, die denen der Schwärme „an Stärke gleichkommen". Manchmal sind Sonne und Wetter so vorteilhaft für sie, daß sie zu großen Heeren anwachsen und „viel Schaden tun können, wie 1727 und 1728 in Schlesien" (Nachkommen eingeflogener Schwärme, s. o.). Die Eingeflogenen haben nach ihm Nachkommenschaft, „wenn der Winter gnädig und trocken (also mit Schnee, nicht Regen und ohne scharfe Fröste) ist. Die Eingeflogenen sind „nicht für europäischen Himmel (Wetter) gemacht" und „je trokkener und wärmer ein Jahr ist, je angenehmer ist es für die Heuschreckenbrut und je zahlreicher werden die Heuschreckenheere". Rathlef hat das Schrifttum der damaligen Zeit kritisch ausgewertet und für die damalige Zeit ein erstaunliches Wissen auf diesem Gebiet besessen. Er ist der Auffassung (p. 169), daß unsere einheimischen Heuschrecken (womit er Nachkömmlinge von *Locusta* meint, da er die kleinen Feldheuschrecken als Grashüpfer (a. a. Stelle vergleicht er große Larven der Wanderheuschrecke mit „unseren ordentlichen kleinen Grashüpfern") bezeichnet und, wie erwähnt, auch Laubheuschrecken kennt) „Nachkömmlinge der morgenländischen sind, die ihre Eier ehemals bei uns abgelegt haben, von welchen einige, die wol und warm verwahret gewesen, Junge gegeben haben. Diese Junge sind bei uns wegen der Kälte stets kleiner geworden". Einen weiteren Beweis für diese Auffassung, daß also ungünstige ökologische Verhältnisse ein Kleinerwerden bewirken, erblicke ich in seiner weiteren Aussage: „Hingegen eine Heuschrecke, die aus den Eiern, die die Morgenländischen (= Wanderheuschrecken) bei uns legen, aufkommen, wird nie so stark als ihre Eltern". Dazu meint er noch: „Von diesen ungleichen Umständen (= Witterung, Nahrung, aufgewachsen in heißen oder gemäßigt warmen Ländern etc.) rühret es her, daß in unseren Nachrichten (das Schrifttum der damaligen Zeit) diesen Thieren ungleiche Grössen beigelegt werden".

Nach all dem haben wir es also mit einer Art und nicht, wie Ramme (l. c.) und Weidner (1953) meinen, mit zwei Arten von unterschiedlicher ökologischer Valenz zu tun und diese eine Art hat eine sehr breite ökologisch Valenz, die mit morphologischen Größenschwankungen gekoppelt ist. Die bedeutenden Grö-

ßenunterschiede von *Locusta migratoria migratoria* L., die schon innerhalb einer geschlossenen Population durch die große Variationsbreite angedeutet wird, findet so eine einfache Erklärung. Sobald sie in Gebiete gerät, die kälter oder sonstwie ungünstiger sind, verringert sie ganz automatisch ihre Größe. Dafür spricht auch die seither angenommene *migratoria rossica* (mein lieber Kollege und Freund Mischtschenko (briefl. 1959) meint allerdings, daß für die Größenabweichung nicht allein ökologische Ursachen verantwortlich zu machen sind, und daß es unmöglich ist, aus *rossica*, die in Biotope von autochthonen *m. migratoria* gebracht würde, diese Rasse zu erhalten. Aber weder in dieser Richtung noch umgekehrt wurden bisher Versuche gemacht: ich bin erst von der Echtheit ihrer Rasse völlig überzeugt, wenn durch solche Versuche nachgewiesen wird, daß ihre Kleinheit durch Mutation innerhalb des isolierten Vorkommens erblich wurde) und die kleinen Stücke von *m. migratoria* aus dem Pamir-Alaj (im Süden Mittelasiens, in der Nähe der afghanischen Grenze: das Gebirgssystem des Pamir-Alaj besteht aus einer großen Zahl von Bergketten), die dort ständig in der Solitärphase in Höhen von 2500—3500 m leben. Die Umstände, unter denen sie dort auftritt, entsprechen etwa jenen des Nordens, wo sie gleichfalls unter für sie schweren ökologischen Verhältnissen lebt. Weiter nördlich erscheint eine Vermehrung — von Massenvermehrung gar nicht zu reden — nur in günstigen Jahren möglich. Hinderlich ist hier vor allem die hohe relative Luftfeuchtigkeit den hier xerophilen Insekten. Von 1929 bis 1938 gab es nach Princis (l. c.) in Lettland z. B. nur vier Jahre, in denen Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit günstig waren, die drei letzten dieser günstigen Jahre folgten einander unmittelbar und 1938 wurde dann ph. *solitaria* gefunden, aber in einer Größe, die sie einwandfrei auf die westpontische Ausbruchsregion zurückführen läßt. Die günstige Hochwetterlage bewirkte eben dort ein letztes Aufflackern. Zum gleichen Zeitpunkt gelangte sie ja auch nach England. Käme es in Lettland wirklich zu einer Vermehrung, müßten die Nachkommen eingeflogener Stücke kleiner sein. In Riga beträgt die langjährige mittlere Temperatur von IV bis IX = 12° C und die mittlere relative Luftfeuchtigkeit 73.29 %, in Dänemark (Kopenhagen) lauten die entsprechenden Werte = 12.8° C und 77 % (Princis l. c.): das sind recht ungünstige Daten. Eine Möglichkeit der Vermehrung dort eingeflogener Stücke sehe ich nur dann, wenn sie in extrem günstige Verhältnisse gelangen, und auch dabei muß bedacht werden, daß schon eine ganze

Anzahl einfliegen muß, um überhaupt zur Fortpflanzung zu gelangen, denn diese findet bei der ph. *gregaria* ja erst nach dem Einflug — höchstens noch bei Aufenthalt vor Ende der Wanderschaft — statt und ob eingeflogene ♀♀ der ph. *solitaria* befruchtet waren, hat noch niemand untersucht. Jedenfalls wurden in Dänemark und an der ganzen Nordseeküste und Ostseeküste noch nie Larven gefunden oder Imagines, die in der Größe mitteleuropäischen Populationen oder *rossica* entsprächen. Alle im Norden gefundenen Exemplare — überwiegend ph. *gregaria* — waren einwandfreie *m. migratoria*. Hierzu gehören auch das bei Elbing gefangene ♀ (abweichend vom Fundzettel der Sammlung Senckenberg, der 27. 8. nennt, wurde das solitäre Stück nach freundl. Mitteilung von Dr. Eberle, dem Finder, bereits am 14. 8. 1930 gefunden) und die gleichzeitig in Estland und nach heftigem Sturm an der finnischen Küste erbeuteten Stücke (Schwärme im Donaudelta von 1927—1933!). Daß auch die Solitärphase in Europa (in Afrika bekanntlich auch in riesigen Schwärmen nachts) zumindest in Einzelstücken wandert, ist damit erwiesen und es ist ganz logisch, daß diese — wie die Herdenphase — mit den sommerlichen Ostwinden nach Westen fliegen. Daß die Populationen der Schwarzerdesteppen Südrußlands in der Größe den benachbarten Vorkommen im Halbwüstengebiet nahestehen, aber doch nicht zur Massenvermehrung kommen, könnte meine Annahme von der Größenverringerung im ungünstigen Biotop widersprechen. Es ist dabei zu bedenken, daß die ökologischen Umstände wohl günstiger sind als in der Podsol-Waldzone, aber das Optimum eben noch nicht erreicht wird, weil dort (das isolierte Vorkommen von „*rossica*" in diesem Gebiet zeigt noch ungünstigere ökologische Bedingungen an, eingehende Untersuchungen an Ort und Stelle würden dies beweisen; durch sie wurden die sonst im Umkreis lebenden größeren Exemplare der Schwarzerdesteppe hier zu einer kleinen „*rossica*") die für die Schwarmbildung erforderlichen Gegebenheiten: ein aus hohen und niedrigen Pflanzengruppen zusammengesetztes Vegetationsmosaik, das den Tieren ein möglichst pflanzenloses oder doch schütter bewachsenes Gebiet zur Eiablage und daneben ein reich bewachsenes zur Nahrung bietet, und andere günstige Faktoren fehlen. In der Podsol-Waldzone bieten die Wintersaaten neben den ariden Sandflächen reichlich Nahrung, in der Halbwüste die Schilfgürtel. In der Schweiz kam es zum Ausbruch der dortigen „*rossica*" in Gebieten mit Sandflächen neben mit Schilf bewachsenen Sumpfgebieten bzw. Seen.

Beim Ausbruch der „*gallica*" gab es ein reiches Angebot an *Molinia*.

Wie Waloff (l. c.) es fertigbrachte, die Einflüge in England mit Ausbrüchen in der westpontischen Region in Zusammenhang zu bringen, ist es auch möglich, die Kolonien Mitteleuropas auf Einflüge zurückzuführen. Zur Zeit der großen Invasionen war sogar häufig ein Fortschreiten der Schwarmbildung von Ost nach West über sekundäre Brutgebiete zu beobachten, also Vorgänge analog denen bei der afrikanischen Rasse 1928—1930, als diese in fünf Generationen den ganzen tropischen Gürtel nördlich des Äquators überrannte. Bei uns, mit nur einer Generation jährlich, dauert so ein Vorgang natürlich länger. Die Populationen Nordostdeutschlands (einschließlich der Mark Brandenburg und Schlesiens) im letzten Drittel des vergangenen Jahrhunderts bzw. noch in unseren Tagen, vor allem in Polen, gehen vielleicht noch z. T. auf die Einflüge von 1748—1749, gewiß aber auf die Schwärme von 1803 und 1825—1827 zurück, als Schwärme über Polen Schlesien und die Mark erreichten (1826 z. B. kamen bei Jüterbog im Juli drei Tage lang Schwärme an!). Sollten diese Populationen danach wegen ungünstiger Bedingungen ausgestorben sein, so kam 1845 (einzeln bis Schlesien), 1846, 1853, 1856, 1861 und vielleicht auch 1883 aus dem westpontischen Gebiet wieder Nachschub. Kleinere Gruppen haben gewiß auch später das Gebiet erreicht. Ob das Vorkommen von 1915 auf dem Truppenübungsplatz Döberitz auf Restvorkommen von 1875 zurückzuführen ist, ist ungeklärt, wahrscheinlicher erscheint, daß es mit den Ausbrüchen im Donau-Delta bis 1912 in Zusammenhang steht, in welchem Jahr auch in Lettland relativ stärkerer Einflug stattfand (ebenso Estland, Küste Schwedens und Südfinnlands) und in Polen stärkeres Auftreten zu verzeichnen war. Die Populationen in Schlesien, am Main, bei Bonn, Düsseldorf und in Westfalen sowie Holland gehen auf die Einflüge in der Zeit von 1847 bis 1933 zurück, die von der Hildener Heide und Holland wohl noch auf einen der großen Einflüge aus dem vergangenen Jahrhundert: sie konnten sich relativ lang halten, wurden dabei aber extrem klein.

Die Vorkommen in der Schweiz dürften zum Teil mit den Invasionen in der Mitte des letzten Jahrhunderts zusammenhängen, aber einzelne sind wohl schon älter, denn im Prätigau werden sie schon 1719 angeführt. 1875 mögen von dort Einzelstücke auch nach Deutschland gelangt sein, denn mir lag ein undatiertes Stück mit der Fundangabe „Deutschland" vor, das gut in die Maße der Bieler und Schaffhauser Exemplare paßte. Auch die frühen Ein-

flüge (Juli) 1874 bis 1876, die Waloff (l. c.) mit der Massenvermehrung in Deutschland in Zusammenhang brachte, dürften eher ihren Ursprung in der Schweiz gehabt haben, denn in Deutschland wurde augenscheinlich nirgends eine Umwandlung in die Wanderphase erreicht. Während in der Schweiz damals auch die typische Färbung auftrat, namentlich nie die beiden dunklen Längsstreifen am Pronotum fehlten, nennt Ramme (l. c.) die Teltower Exemplare einwandfrei „*danica*" und läßt auch das Schwarz der Larven nicht gelten, von dem er meint, daß es nur bildlich aufzufassen sei. Diese einfarbigen schwarzen Larven wären, da sie bei ph. *solitaria* aber seltener auftreten, für die ersten Stände von ph. *gregaria* bezeichnend; sie werden (s. auch weiter oben 1541 bis 1542) aber öfters angeführt, wie bei Münchberg 1826 oder im April 1827 bei Jüterbog, wo sie nach dem Einflug 1826 ganze Brachfelder als lebende schwarze Decke überzogen. Über die Larven von Teltow im Jahre 1875 haben wir eine genaue Beschreibung durch Gerstäcker (l. c.) erhalten. Nach ihm waren sie vielfarbig, doch überwog bei jenen von Ludwigsfelde bei weitem rostrot oder rotbraun, seltener waren sie licht grasgrün oder aschgrau, in diesen Fällen meist ohne alle dunklen Abstufungen, was bei ersteren fast immer der Fall war, besonders Kopf und Pronotum waren „kirschrot bis schwarz gestriemt". Schwarze Längsstreifen am Pronotum sind aber charakteristisch für Larven der Herdenphase. Zur Färbung der Imagines sagt er, daß die Farbvariation in beiden Geschlechtern fast gleich häufig intensiv grün, nach Gelb oder rein Spangrün getönt, oder in vielen Abstufungen nach Gelb oder Kirschrot in Braun übergehend gewesen sei. Häufig waren zwei am Hinterrand der Augen beginnende, beiderseits des Mittelkiels über das Pronotum hinziehend, bald bandartige, bald in Flecken aufgelöste Streifen von dunkelgrüner, gelber, roter, schokoladebrauner, ja selbst tiefschwarzer Färbung. Die Hinterschienen waren in der Mehrzahl mennigrot, oft aber nur rötlich oder selbst fahlgelb. Es hat also in der Färbung *gregaria*-artige Stücke gegeben, wenngleich die Farbtafel bei Gerstäcker (l. c.) und die noch vorhandenen Exemplare im Berliner Museum im Körperbau einwandfrei zur Solitärphase gehören. Daneben ist aber vor allem das ebenfalls im Larvenstand deutlich ausgeprägte gregariöse Verhalten zu beachten. Gerstäcker (l. c.) führt an, daß die Brut „zu Haufen vereinigt war". Es reichte trotz dieser Ansätze aber eben einfach nicht zur Umwandlung und nach der Imaginalhäutung setzte bei ♂♂ nach etwa 10 Tagen das Paarungs-

verhalten ein und der Geschlechtstrieb verdrängte einen eventuell vorhandenen Wandertrieb, denn der erwähnte Autor fand die Tiere am Ort, an dem sie sich entwickelt hatten, in Kopula. Von einem Weiterwandern wird nichts berichtet. Diese frühe Reife — ohne längeren Reifeflug — stimmt also mit jener der Populationen der Podsol-Waldzone überein. Dies ist wohl so zu erklären, daß hier wie dort von den Nachkommen eingeflogener Schwärme in der Regel sich nur jene vermehren bzw. überhaupt halten konnten, die rascher als die anderen reiften. So könnte durch Auslese rasch eine früher fruchtbare Form entstehen. Gewiß gibt es im Wolga-Delta auch bereits im Juli kopulationsreife Tiere, aber dort kommen auch alle anderen noch rechtzeitig zur Fortpflanzung und Vermehrung.

Nun zu den Vorkommen im Süden und Südwesten Europas. Italien wurde seit je von den südöstlichen Ausbruchsgebieten mit Wanderheuschrecken „versorgt". Von der Donau zweigten Schwärme im Inntal und Ungarn vielfach ab und zogen im Drautal oder der Save folgend nach Westen weiter. Im letzteren Fall — Funde von ph. gregaria in *Kroatien* (Corniole) 1902 und 1907 (Remandière 1948 I) weisen darauf hin — gelangten sie in den Raum von Venedig und weiter süd- und westwärts, im ersteren über Tirol ebendorthin. Hierfür gibt es zahlreiche historische Zeugnisse. Burglechner (Tiroler Adler III, 3, p. 753/Ferd. Bibliothek 2099, zit. bei Dalla Torre 1920) schreibt: In das Inntal und Etschtal gen Bozen, Innsbruck, dann am Fluß (nach Verwüstung) der Etsch hinab, bis an das Venedische Meer. „Nun blieb der Samen von den Heyschröckhen zu Bozen und Kaltharen, das man folgents Jar abermal viel Heyschröckhen sache". 1477 durch Kärnten und Pustertal am Wasser herab gegen Bozen in mächtiger Anzahl (Dalla Torre l. c.) in das Welschland. Natürlich gab und gibt es in Italien dauernde Kolonien. Die klimatischen Bedingungen oder andere Faktoren lassen sie aber nicht die Ausmaße — zumindest in der Regel — jener der Halbwüstenzone Südrußlands erreichen. Immerhin reichen die Gegebenheiten in manchen Jahren zur Massenvermehrung aus, so wird schon von 1475 berichtet, daß sie aus Campagna nach F. Santonio/Trento kamen.

In Frankreich haben wir es mit alten Populationen zu tun. Aber auch sie dürften kaum von der nacheiszeitlichen Wärmesteppe herrühren oder wenn sich an einigen Stellen solche hielten, war doch eine Vermischung auch hier mit Zuzüglern wohl unvermeidlich. Der Zuzug erfolgte hier über Deutschland und die Schweiz.

von der ja der uralte Wanderweg der Rhone hinüberführt, und gewiß auch von Italien aus. Aber auch von Afrika wurde Frankreich in früheren Jahrhunderten heimgesucht, doch ist nicht ersichtlich, ob es sich dabei um *migratoria* handelt (nach Chopard 1943 ist bei den Populationen dieser nördlich der Sahara jedoch eine Massenvermehrung wegen ungünstiger ökologischer Bedingungen unwahrscheinlich) oder *Schistocerca gregaria*, was wohl eher zutrifft, da diese 1869 auch England erreichte. Massenvermehrung kamen in Südfrankreich öfters vor. So erwähnt Rathlef eine solche 1613 in der Camarque, von wo die Tiere rhoneaufwärts bis Bourbon zogen (in der Provence damals große Hitze durch 4—5 Jahre!) und 1727 große Schäden in Languedoc. Sehr aufschlußreich sind die Populationen im Gebiet der Landes des Gascogne und um Palavas. Im ersteren herrscht überwiegend atlantisches Klima mit etwa 700—900 mm Niederschlag, der über das ganze Jahr verteilt ist. Auch in den trockenheißen Jahren während des geschilderten Ausbruchs zeigte dort *Molinia coerulea* einen normalerweise hohen Grundwasserstand an. Ganz anders sind die Verhältnisse bei Palavas, ein schmaler (100 bis etwas über 1000 m) Streifen sandigen Bodens zwischen den Mündungen von Rhone und Herault wird hier auf einer Seite vom Mittelmeer, auf der anderen von einer Kette salziger Teiche begrenzt. Das Klima ist durch Regen im Winter und Frühling und sommerliche Trockenheit ausgezeichnet. Bei starker Hitze sorgen kräftige Taubildung und aufsteigendes Kapillarwasser dafür, daß Quecken (Agropyrum), Riedgras (Carex) und vor allem Schilfrohr (Phragmites) stets saftiges, günstiges Futter bieten und gleich daneben liegen die Sanddünen mit typischen xerophilen Pflanzen, wie *Ammophila arenaria* und *Eryngium maritimum*. Es herrschen also Verhältnisse wie an den günstigsten südrussischen Brutplätzen, und tatsächlich sind die Wanderheuschrecken hier die gleichen Riesen wie dort, wogegen jene der Gironde und Landes, die unter ungünstigen ökologischen Verhältnissen leben, kleiner sind (jene der Schweiz, deren Biotop an den der Palavas erinnert, haben zumindest weniger Wärme). In dem Gebiet von Palavas herrschen beste ökologische Verhältnisse: es tritt hier noch ein Faktor hinzu, der die Postembryonalentwicklung verlängert, so daß ein 6. Larvenstand (sonst bei *m. migratoria* nur 5 bekannt) z. T. noch größere Tiere als in Südrußland entstehen läßt. Daß es sich dabei um keine eigene „Rasse" handelt, geht aus dem Umstand hervor, daß der Typ „Palavas" im Osten von der üblichen kleineren Form des Mittelmeergebiets abgelöst

wird (schon bei Aigues Mortes), weil sich hier die ökologischen Verhältnisse ändern, und im Westen, wo diese Veränderung allmählicher vor sich geht, sind gleitende Übergänge zu beobachten, z. B. am Cap d'Age. Ja hier mischte sich sogar 1946 die damals als Rasse angesehene *m. gallica* ein, die dieses Gebiet in der *gregaria*-Phase erreichte (nicht aber den Streifen von Palavas, da sie durch die weiten Teiche augenscheinlich nach Osten abgelenkt wurde).

Theoretisch und durch zahlreiche Beispiele belegt dürfte damit der Nachweis erbracht sein, daß es in Europa keine geographischen Rassen der Wanderheuschrecke gibt. Man kann nur von ökologischen Formen, meinetwegen Rassen, sprechen. Will man diesen einen Namen beilegen, so käme nach den durch Remaudière und Waloff erarbeiteten Mittelwerten der Indices für die kleine Form Frankreichs nur *f. gallica* Rem. und für das Mittelmeergebiet nur *f. cinerascens* Fabr. in Betracht. Die vor allem durch den Mittelwert der Hinterschenkellänge die *Locusta m. migratoria* L. Südrußlands und der östlich davon gelegenen Gebiete überragende Form des Palavas-Gebiets benenne ich *f. remaudièrei*, da diesem meinem lieben Kollegen das Verdienst gebührt, diese Form eindeutig charakterisiert zu haben. Da nie eindeutig zu klären sein wird, was für ein Stück Linné bei der Beschreibung von *danica* vorlag, können die kleinen Wanderheuschrecken Mitteleuropas und Mittelrußlands, obzwar ich Predtetschenski's Ansicht zuneige — nur *f. rossica* Uv. et Zol. heißen.

Dem großen russischen Orthopterologen S. A. Predtetschenski (und indirekt damit auch seinem Schüler, meinem lieben Kollegen L. Mischtschenko, weil dieser die Meinung seines Lehrers vertritt) widmete ich diese Arbeit, weil er in jahrelangem Mühen die Form Mittelrußlands erarbeite und damit u. a. die Rassenfrage ins Rollen brachte.

Die Zucht von Wanderheuschrecken — gleich aus welchem Gebiet Europas — unter verschiedenen ökologischen Bedingungen kann allein den letzten Beweis meiner oder eines anderen Orthopterologen Ansicht bestätigen. Ich selbst würde solche Zuchten gern durchführen und wäre deshalb allen Kollegen im Wohngebiet von *Locusta migratoria* L. dankbar, wenn sie mir Eier, Larven oder Imagines in größerer Anzahl per Luftpost zusenden würden. Vorher erbitte ich eine ganz kurze Mitteilung über die freundliche

Absicht, damit ich nicht gerade beim Eintreffen des Materials auf einer Exkursion bin, und dieses zugrunde geht.

Summary

The author gives a digest of the history of works on races of the Asiatic locust in Europe, the former and recent populations there. He refutes the supposition that the Locusts in Europe are relicts of the postglacial warmth-steppe. He quotes historical and present reports on Locusta and proves, that the populations are all decendants of former invasions from the SEA of Europe or stil farther breeding-places. As the case may be they entered from there territories with good or bad ecological conditions, they kept their morphological characters or transformed them, especially get then smaller proportions. So all populations of Locusta migratoria L. in Europe are only ecological forms.

Literatur:

Ander, K., 1931: Orthopterologische Beiträge. 2. Mitt. üb. die Orthopterenfauna von Gotland und Oland. Ent. Tidskr. 52: 245—275.

Bazyluk, W., 1956: Orthoptera (Saltatoria) in Klucze do oznaczania owadow Polski. Teil 11, 166 Seiten. 350 Abb.

Bey-Bienko, G. J. et Mischtschenko, L., 1951: Heuschreckenfauna der UdSSR und deren angrenzende Länder. 667 S., 1318 Abb. Moskau-Leningrad 1951. (russisch)

Boheman, C. H., 1844: Gräshoppstag, Ostergöthland. Ofvers k Vetensk. Akad. Förhandl. 1: 105—106.

— — 1847: Sträckgräshopper. Ebenda, 4: 250—252.

Brunner von Wattenwyl, C., 1882: Prodromus der europäischen Orthopteren. 466 S., 11 Tafeln, 1 Karte. Leipzig.

Chopard, L., 1943: Orthoptèroides de l'Afrique du nord. 450 S., 658 Fig. Paris.

— — 1951: Orthoptéroides in „Faune de France". 359 S., 531 Fig. Paris.

Dalla Torre, K. W., 1920: Die Heuschrecken-Invasionen in Tyrol und Vorarlberg. Ent. Jahrb. 1929: 161—169.

Ebner, R., 1951: Kritisches Verzeichnis der orthopteroiden Insekten von Österreich. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 92: 143—165.

— — 1953: Saltatoria, Dermaptera, Blattodea, Mantodea in Catalogus faunae Austria. Teil XIIIa 1—18.

— — 1955: Die Orthopteroiden des Burgenlandes. Burgenländ. Heimatblätter. 17: 56—84.

Firbas, F., 1949, 1952: Waldgeschichte Mitteleuropas I und II. 480 und 256 S. Jena.

Franz, H., 1936: Die thermophilen Elemente der mitteleuropäischen Fauna und ihre Beeinflussung durch die Klimaschwankungen der Quartärzeit. Zoographica, 3: 159—320.

Fröhlich. 1903: Über das Vorkommen von Pachytylus cinerascens Fieb. u. a. Insekten bei Kahl am Main. Berlin Ent. Zschr. 48: 146—148.

Fruhstorfer, H., 1921: Die Orthopteren der Schweiz und der Nachbarländer auf geographischer wie ökologischer Grundlage mit Berücksichtigung der fossilen Arten. Arch. Naturgesch. 87, Abt. A.: 1—262.

Gause, G. F., 1928: Zur Kenntnis der Variabilität der Wanderheuschrecke. Zschr. Angew. Ent. 13: 247—266.

Gerstäcker, A., 1876: Die Wanderheuschrecke (Oedipoda migratoria L.) 67 S., 2 Farbtafeln.

Harz, K., 1957: Die Geradflügler Mitteleuropas. XXIII. und 494 S., 255 Abb., 20 Farbtafeln. Jena.

— — 1960: Geradflügler oder Orthopteren in „Die Tierwelt Deutschlands", Teil 46. 232 S., 566 Fig. Jena.

Hendricksen, K. L., 1939: Fremmende Gaester i vor Orthopterfauna. Ent. Medd. 20: 195—211.

Kadocs G., 1952: A magyarországi sáskajarások ès idöszakosságuk. Ann. Inst. Prot. Plant. Budapest. 5: 87—104.

Karny, H., 1908: Ergebnisse einer orthopterologischen Exkursion an den Neusiedller See. Wien. Ent. Ztg. 27: 92—98.

Kennedy, J. S., 1956: Phase transformation in Locust biology. Biol. Rev. 31: 349—370.

Knechtel, W. K. et Popovici-Bìsnosanu, A., 1959: Orthoptera in „Fauna Republicie populare Romìne" VIII: 1—336, 138 Abb.

Knipper, H., 1932: Beiträge zur deutschen Orthopterenfauna. Ent. Rundsch. 49: 233—235, 250—252.

La Greca, M., 1959: L'ortotterofauna Pugliese ed il suo significato biogeografico. Mem. d. Biogeogr. Adriatica, 4: 33—170.

Leydig, F., 1881: Über die Verbreitung der Thiere im Rhöngebirge und Mainthal im Hinblick auf Eifel und Rheinthal. Verh. Nat. Ver. Rheinl. u. Westfalen 1881: 43—183.

— — 1871: Beiträge und Bemerkungen zur Württembergischen Fauna. Jahresber. Ver. Vaterl. Naturk. Württ. 1871: 199—271.

Merckel, F. W., 1941: Beiträge zu der Heuschreckenfauna Schlesiens. Mitt. Dtsch. Ent. Ges. 10: 12—17.

Mischtschenko, L., 1940: Über die Synonymy der nordwestl. Rasse der Asiatischen Heuschrecke. Locusta migratoria danica L. (russisch). Zasch. Rost Vredit. 8: 42—43.

— — 1951: s. Bey-Bienko.

Nadig, A., 1930-31: Zur Orthopterenfauna Graubündens. Jahresber. Naturforsch. Ges. Graubündens 69: 1—69.

Nikolski, V. V., 1925: Die asiatische Heuschrecke Locusta migratoria L. Trud. Otd. prikl. Ent. 12. 2: 1—330. 36 Fig.

Obenberger, J., 1926: Rovnokrídly hmyz (Orthoptera a Dermaptera) Republiky Ceskoslovenské. 234 S. 4 Taf. (tschechisch)

Perlick, A., 1930-31: Zur Geschichte der Heuschreckenschwärme Schlesiens. Mitt. Beuthener Gesch. u. Mus. Ver. 274—293.

Plotnikow, V. J., 1927: Locusta (Pachytylus) migratoria L. und danica L. als unabhängige Formen und ihre Abkömmlinge. (russ. m. deutsch. Zusammenf.) 33 S., 12 Fig. Taschkent.

— — 1924: Some observations on the variability of Locusta migratoria L. in breeding experiments. Brit. Ent. Res. 14: Pt. 3.

Predtetschenski, S. A., 1928: Die Heuschrecke Locusta danica L. in Mittelrußland. Rossi. Isw. Otd. Prikl. Ent. 3 (2): 113—199, 4 Abb. (russ. m. engl. Zusammenf.)

— — 1930: Das Vorkommen der asiatischen Heuschrecke (Locusta migratoria L.) in der Rjasan-Tambow-Niederung. Tr. Satsch. Rast. Ent. 1 (1): 3—49 (russ. m. deutsch. Zusammenf.).

— — 1930: Praktische Resultate der ökologischen Studien über die Wanderheuschrecke in Mittelrußland. Ebenda: 149—159 (russ. m. deutsch. Zusammenf.).

Princies: K., 1942: Die Wanderheuschrecke in Lettland. Folia Zool. et Hydrobiologica, 11:179—188.

Ramme, W., 1951: Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südosteuropa und Vorderasien. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 27: 1—432. 134 Abb., 39 Taf., 3 Kartenskizzen.

Rathlef, L., 1750: Akridotheologie, 2. Teil, 1—340, Hannover.

Remaudière, G., Chaboussou, F., Röhrich, R. et Verdier, M., 1947: Evolution de l'invasion du criquet migrateur (Locusta migratoria L.) das les Landes de Gascogne en 1946. Acad. d'Agric. de France, Extrait du procès-verbal de la Séance 14. Mai 1947: 1—5.

Remaudière, G., 1947: Sur l'existence en France d'une nouvelle sous-espèce de Locusta migratoria L. C. R. Ac. Sc. t. 225: 1025—1026.

— — 1948: Sur la résistance des oeufs de Locusta migratoria L. ssp. gallica Rem. (phase grégaire) au froid et à l'immersion. Rev. de Patho. Vég. et d'Ent. Agri. de Fr. 27, fasc. 1: 25—34.

— — 1948: Contribution à l'étude des Locusta migratoria L. phase solitaria de la région de Palavas (Hérault) I. Ebenda 27, fasc. 3: 147—163. 3 Karten. desgl. II. ebenda: 220—235. 1 Karte.

— — 1954: Etude écologique de Locusta migratoria migratorioides Rch. et Frm. (Orth. Acrididae) dans la zone d'inondation du Niger en 1950. Locusta. No. 2: 1—248, 64 Fig., 48 Phot. auf Tafeln.

Röber, H., 1951. Die Dermapteren und Orthopteren Westfalens in ökologischer Betrachtung. Abh. Landesmus. Naturk. Westf. 14.

Rubzow, I. A., 1938: Die theoretische Grundlage der Verbreitung schädlicher Insekten und Vorhersage ihrer Massenvermehrung. II. Wesentliche klimatische Anzeige für Zwecke der Vorhersage von Massenvermehrung (russ. m. engl. Zusammenf.). Pl. Prot. 16. Leningrad.

Rudy, H., 1923—1925: Die Wanderheuschrecke Locusta migratoria L. phasa migratoria L. et phasa danica L. Sonderbeil. zu: Badische Bl. f. Schädlingsbek. 1: 1—34. 3 Tafeln.

Teichmann, H., 1955: Beitrag zur Ökologie und Tiergeographie der Heuschrecken Korsikas. Biol. Zentralbl. 74: 244—273.

Uvarov, B. P., 1921: A revision of the genus Locusta L. (= Pachytylus Fieb.) with a new theory as to the periodicity and migrations of Locusts. Bull. Ent. Res. 12: 135—163. 8 Abb.

— — 1922: Über die Erforschung der Acridoidea Rußlands. Ber. Bur. f. angew. Ent. 2 (russ., zit. b. Gause. s. o.).

— — et Zolotarewski. B. W., 1929: Phases of locusts and their inter-relations. Bull. Ent. Res. 20: 261—265.

— — 1947: The migratory Locust in England. in 1946. Proc. Roy. Ent. Soc. London, Ser. A. 22: 85—87. 1 Karte.

— — 1951: Some synonymy in the genus Locusta Linné. Bull. Off. Nat. Antiacridien. No. 1: 1—4.

— — 1957: The aridity factor in the ecology of locusts and grasshoppers of the Olt World. Arid zone res. 8. Human and animal ecology. Rev. Res.: 164 to 198.

Waloff, Z. V., 1941: The distribution and migrations of Locusta migratoria in Europe. Bull. Ent. Res. 31: 211—246.

Weidner, H., 1937: Die Geradflügler (Orthopteroidea u. Blattoidea) der Nordmark und Nordwestdeutschlands. Verh. Ver. naturwiss. Heimatforsch. Hamburg, 26: 25—64. 3 Tafeln.

— — 1938: Die Geradflügler Mitteldeutschlands. Zschr. Nat. Wiss. 90: 123—181.

— — 1953: Die Wanderheuschrecken. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg.

— — 1958: Besprechung von Harz. K.: Die Geradflügler Mitteleuropas. Nachr. Naturwiss. Mus. Aschaffenburg, Nr. 59: 90—92.

Zacher, F., 1917: Die Geradflügler Deutschlands und ihre Verbreitung. 287 S., 1 Karte.

Zeuner, F., 1930: Der Einfluß der postglazialen Klimaschwankungen auf die Verbreitung von Ephippigera vitium Serv. (Orth. Tett.) Mitt. Zool. Mus. Berlin 15: 85—106, 2 Karten.

Anschrift des Verfassers:

Kurt Harz, Münnerstadt. Kr. Bad Kissingen. Bayern. Birkenweg 3.